

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Anna Růžicková

***Vliv mikroklimatu na rozšíření druhů a složení společenstev mechorostů v porovnání
s lišejníky***

*Microclimate as a driver of species distribution and community composition of
bryophytes compared with lichens*

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Matěj Man
Praha, 2019

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své rodině za její velkorysou, trpělivou a laskavou podporu v průběhu celého studia. Největší dík ale patří Mgr. Matěji Manovi za jeho vstřícný přístup, cenné rady a čas, který mi věnoval.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3. 5. 2019

.....
Anna Růžicková

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce se zabývá vlivem mikroklimatu na rozšíření druhů a složení společenstev mechorostů a lišejníků. Vymezuje pojem mikroklima, charakterizuje specifické vlastnosti mechorostů zodpovídající za jejich senzitivitu vůči mikroklimatickým podmínkám a zahrnuje porovnání role jednotlivých mikroklimatických faktorů v řízení distribuce mechorostů a lišejníků. Pro mechorosty jsou klíčovými mikroklimatickými faktory vlhkost a teplota vzduchu, ale jejich význam se liší mezi funkčními skupinami druhů a v závislosti na typu biomu. Díky dostupným přenosným měřicím zařízením s velkou kapacitou baterie a paměti je možné měřit mikroklima in-situ, dlouhodobě a s vysokým prostorovým i časovým rozlišením. Přesto je v současnosti k dispozici pouze 12 bryologických studií, které přinášejí terénní mikroklimatická data měřená souvisle na malých prostorových škálách. Stěžejní část práce shrnuje tyto studie a porovnává použité metodické přístupy. Práce může sloužit jako výchozí materiál při navrhování designu bryologických mikroklimatických studií.

Klíčová slova: mechorosty, mikroklima, teplota, vlhkost, společenstvo, druhové složení, výskyt druhů, lišejníky

ABSTRACT

This bachelor thesis deals with the influence of microclimate on species distribution and composition of bryophyte and lichen communities. It defines the term microclimate, characterizes the specific properties of bryophytes responsible for their sensitivity to microclimatic conditions and includes a comparison of the role of individual microclimatic factors in controlling the distribution of bryophytes and lichens. The key microclimatic factors for bryophytes are humidity and air temperature, but the significance of each varies between functional groups of species and depending on the type of biome. With the available portable measuring devices with large battery capacity and memory storage, it is now possible to measure in-situ microclimate for the long-term and also with high spatial and temporal resolution. Despite that, there are currently only 12 bryological studies that provide continuously measured field microclimatic data on small spatial scales. The main part of the thesis summarizes these studies and compares the methodologies used. The paper can serve as a starting material for designing bryological microclimatic studies.

Keywords: bryophytes, microclimate, temperature, humidity, community, species composition, species distribution, lichens

OBSAH

1.	ÚVOD	1
2.	MIKROKLIMA	1
	2.1 Vymezení pojmu mikroklima	1
	2.2 Faktory určující a charakterizující mikroklima	2
	2.2.1 Které faktory se podílejí na utváření mikroklimatu?.....	2
	2.2.2 Které faktory charakterizují mikroklima?	3
	2.2.3 Prostorové a časové škály měření mikroklimatických podmínek	4
3.	MECHOROSTY	6
	3.1 Charakteristika skupiny a její systematické zařazení	6
	3.2 Specifické vlastnosti mechorostů ve vztahu k mikroklimatu	6
	3.3 Význam mechorostů.....	8
4.	STUDIUM VLIVU MIKROKLIMATU NA MECHOROSTY	8
	4.1 Měření mikroklimatu	8
	4.2 Teplota a vlhkost – klíčové mikroklimatické faktory	10
	4.3 Přehled recentních studií – metody výzkumu	10
	4.3.1 Studie z tropického podnebného pásu	10
	4.3.2 Studie ze subtropického podnebného pásu.....	13
	4.3.3 Studie z mírného podnebného pásu.....	14
5.	VLIV MIKROKLIMATU NA MECHOROSTY	16
	5.1 Vliv mikroklimatu na fyziologické funkce mechorostů – pozadí ekologických dějů.....	16
	5.1.1 Světlo	16
	5.1.2 Teplota	17
	5.1.3 Dostupnost vody.....	17
	5.2 Vliv mikroklimatu na distribuci a diverzitu mechorostů	17
6.	MIKROKLIMA A LIŠEJNÍKY	22
	6.1 Obecná charakteristika lišejníků	22
	6.2 Vliv mikroklimatu na distribuci a diverzitu lišejníků	23
7.	ZÁVĚR.....	24
8.	LITERATURA	28

PŘEHLED ZKRATEK

Zkratka	Anglický název	Český název
T_{air}	air temperature	teplota vzduchu
RH	relative humidity	relativní vlhkost
VPD	vapour pressure deficit	sytostní doplněk
Ψ_{air}	water potential of air	vodní potenciál vzduchu
RWC	relative water content	relativní obsah vody
WC_{eq}	water content of equilibrium	rovnovážný obsah vody
SM	soil moisture	půdní vlhkost
PAR	photosynthetically active radiation	fotosynteticky aktivní záření
PPFD	photosynthetic photon flux density	hustota toku fotonů fotosynteticky aktivního záření
LAI	leaf area index	index listové plochy
SDM	species distribution modelling	modelování výskytu druhů

1. ÚVOD

Specifické vlastnosti mechorostů předurčují jejich úzkou vazbu na podmínky okolí (Dahlberg et al. 2014, Oliver et al. 2005). Stav ve vrstvě atmosféry obývané mechorosty, která je v přímém kontaktu se zemským povrchem, se může výrazně lišit od okolních klimatických podmínek (Geiger 1957). Zejména v heterogenním prostředí vzrůstá význam mikroklimatu (Dobrowski 2011, Lembrechts 2018, Opedal et al. 2015, Suggitt et al. 2011, Wild et al. 2013), kdy např. rozdíl teploty vzduchu (T_{air}) mezi podrostem a přilehlou nezalesněnou plochou může být až 8 °C (Renaud et al. 2011). Výrazný vertikální mikroklimatický gradient lze pozorovat také v rámci vegetačních pater (Coxson & Coyle 2003, Gehrig-Downie et al. 2011, Sillett & Antoine 2004, Sporn et al. 2010).

Volba vhodného měřítka ve vztahu k velikosti organismů je při získávání klimatických dat klíčová. Mechorosty žijí v mikroklimatu. Makroklimatická data získaná z měření standardních meteorologických stanic ztrácí na škále mechorostů výpovědní hodnotu (Barry & Blaken 2016, Potter et al. 2013).

Důležitost mikroklimatu je v ekologii známa již dlouhou dobu (Geiger 1957), ale jeho vliv na prostorovou distribuci a diverzitu mechorostů je zatím málo prozkoumaný. Práci, které provádí in-situ terénní měření mikroklimatických podmínek není mnoho, a to i přes to, že mikroklima je v bryologii vnímáno jako jeden ze stěžejních faktorů ovlivňujících rozšíření druhů mechorostů (Bátori et al. 2014, Haughian & Burton 2018, Király et al. 2013, Raabe et al. 2010). Hlavním cílem mé práce je shrnutí těchto studií v ucelené rešerši a vyhodnocení, které mikroklimatické faktory jsou pro rozšíření druhů a složení společenstev mechorostů určující. Hlavní důraz bude kladen na mechorosty, ale součástí práce je též srovnání s vlivem mikroklimatu na distribuci lišejníků a posouzení, zda a které mikroklimatické hybatele působí na mechorosty a lišejníky shodně nebo naopak odlišně.

2. MIKROKLIMA

2.1 Vymezení pojmu mikroklima

Starší literatura definuje mikroklima jako soubor klimatických podmínek panujících těsně nad zemí (do výšky 2 m). Ve vyšších vrstvách vzduchu dochází k vyrovnávání podmínek, nikoliv však ve vrstvě atmosféry, která je v kontaktu se zemským povrchem. V této vrstvě mohou na velmi malém prostoru současně existovat zcela odlišné mikroklimatické podmínky, což je dáno vazbou na charakter zemského povrchu, například typem půdy či vegetací (Geiger 1957).

Mikroklima je silně provázáno s živými organismy, na které působí a zároveň je jimi ovlivňováno, protože hraniční vrstva mezi zemí a atmosférou je životním prostředím většiny živočichů a rostlin. Někdy se o mikroklimatu hovoří přímo jako o „*klimatu, ve kterém žijí rostliny a živočichové*“ (Rosenberg et al. 1974). Mikroklima lze charakterizovat obecně jako klimatické podmínky měřené na malých prostorových škálách na rozhraní povrchu a atmosféry, můžeme tak například hovořit o mikroklimatu pod povrchem půdy či studovat mikroklima v rámci pater vegetace (Barry & Blanks 2016).

Ještě přesnější je možná vyjádření, že mikroklima je „*statistický stav atmosféry ve vrstvě, která je přímo ovlivněna charakteristikami pod ní ležícího povrchu*“ (Rotach & Calanca 2002). Tato definice zdůrazňuje, že mikroklima představuje dlouhodobé podmínky a jejich typickou variabilitu na konkrétním místě. Pokusím-li se o shrnutí, mikroklima je soubor klimatických podmínek měřených poblíž zemského povrchu na malých prostorových škálách v řádu desítek centimetrů až metrů. Je specifické pro konkrétní místo, liší se od makroklimatických podmínek okolí a je úzce spjato s organismy na tomto místě žijícími.

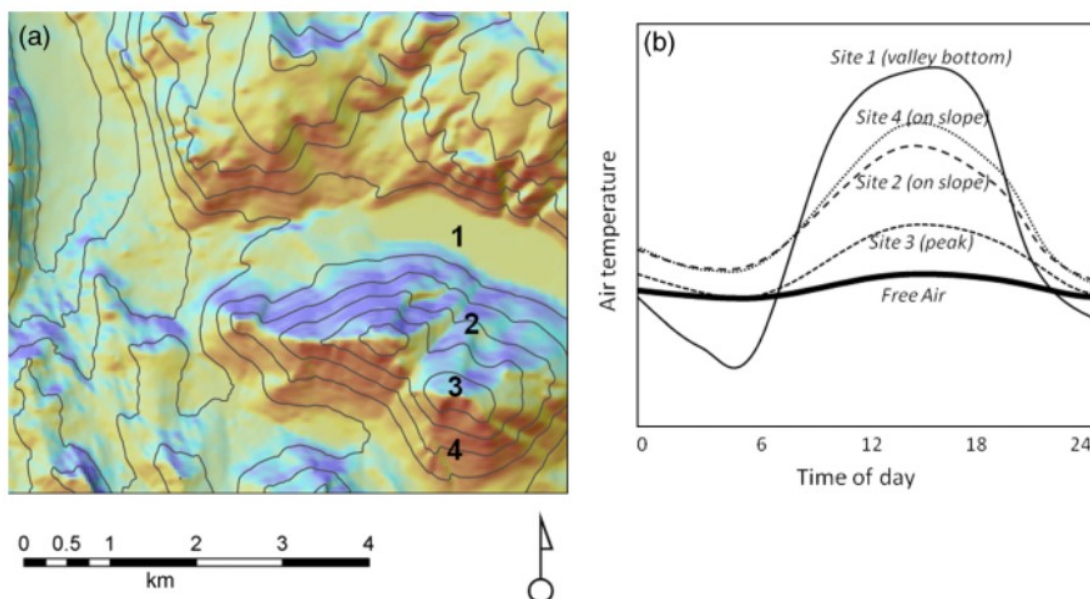
2.2 Faktory určující a charakterizující mikroklima

2.2.1 Které faktory se podílejí na utváření mikroklimatu?

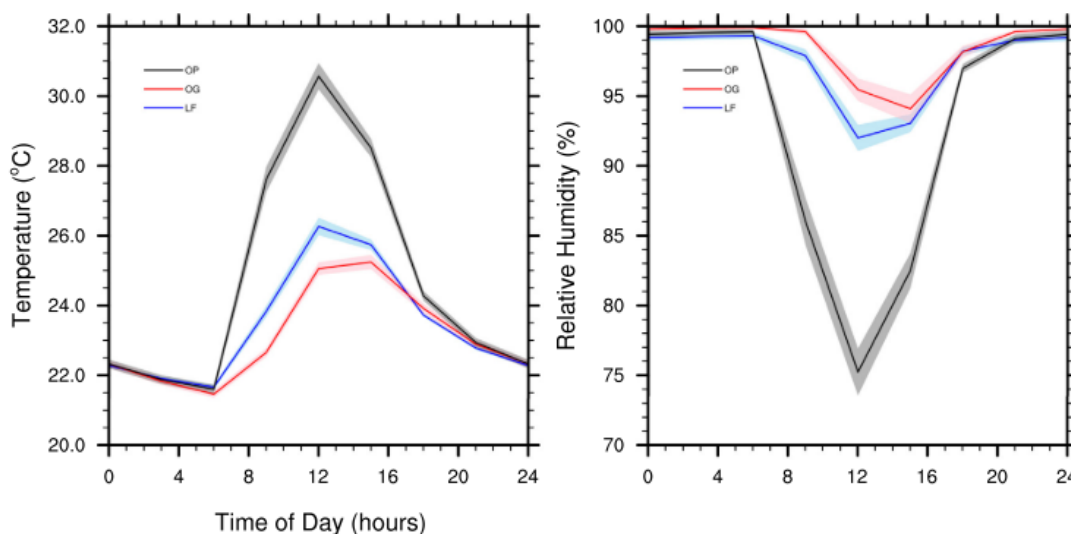
Mikroklima určitého místa je výsledkem interakce celé řady faktorů působících na různých úrovních. Globální faktory (např. makroklima, zeměpisná poloha) na malých škálách určují hlavně hraniční podmínky, zatímco mikroklima specifického území je formováno vlastnostmi lokálního povrchu (Rotach & Calanca 2002). Variabilita mikroklimatu je dána komplexními interakcemi mezi topografií, strukturou a složením vegetace (Kovács et al. 2017) či vlastnostmi půdy (Geiger 1957).

Mezi topografické faktory ovlivňující mikroklima patří nadmořská výška, sklon terénu a orientace vůči světovým stranám (Ashcroft & Gollan 2012, Holst et al. 2005, Renaud et al. 2011, Suggitt et al. 2011), viz Obr. 1.

Co se týče vegetace, její vliv na mikroklima je velmi podstatný a známý již po dlouhou dobu (Geiger 1957). Mikroklima je ovlivňováno typem vegetace (Suggitt et al. 2011), druhovým složením (Kovács et al. 2017) i stářím vegetace (Frey et al. 2016) a s ním spojenou strukturou porostu (např. hustota porostu, stupeň vegetačního zápoje, průměr kmenů, přítomnost mrtvého dřeva), která hraje v utváření mikroklimatu také důležitou roli (Kovács et al. 2017, Weng et al. 2007), viz Obr. 2. Přítomnost padlých kmenů a větví pufruje extrémní hodnoty mikroklimatických proměnných (Dynesius et al. 2008). Vegetační zápoj snižuje množství sluneční energie, které proniká k zemi, čímž ochlazuje prostředí podrostu a zmírňuje teplotní extrémy (Ashcroft & Gollan 2012, Hardwick et al. 2015, Von Arx et al. 2012). Vegetace zpomaluje vzdušné proudění (Renaud et al. 2011) a prostřednictvím transpirace zvyšuje vzdušnou vlhkost (Chen et al. 1993).



Obr. 1: Vliv topografie na teplotu vzduchu (T_{air}). **(a)** Mapa reliéfu ukazuje oblasti s vysokou (teplé odstíny) a nízkou (chladné odstíny) dotací slunečního záření a vyznačuje 4 hypotetická stanoviště. **(b)** Typický denní průběh křivek T_{air} pro stanoviště 1-4. Křivka stanoviště 3 nejvíce odpovídá průběhu křivky T_{air} ve volném prostoru, průběh křivky pro stanoviště 1 nejméně. Navíc T_{air} na stanovišti 1 dosahuje nejnižších minimálních hodnot a nejvyšších maximálních hodnot. Stanoviště 4 se sice vyskytuje ve stejné nadmořské výšce jako stanoviště 2, ale protože má větší dotaci slunečního záření, dosahuje vyšších hodnot maximální T_{air} . Podle (Dobrowski 2011).



Obr. 2: Průměrný denní cyklus teploty vzduchu (T_{air}) a relativní vlhkosti (RH) měřené ve výšce 1,5 m nad zemí pro 3 typy využití půdy. Typ využití půdy byl charakterizován pomocí indexu listové plochy (LAI). *Vysvětlivky:* OP (šedě) – plantáž palmy olejně, OG (červeně) – vyžrálý porost, kde nikdy neprobíhala těžba (plně zapojený porost), LF (modře) – vyžrálý porost, kde probíhala těžba. Upraveno podle (Hardwick et al. 2015).

2.2.2 Které faktory charakterizují mikroklima?

Mikroklima konkrétního místa je statistický stav vrstvy atmosféry bezprostředně ovlivněné povrchem. V tomto smyslu lze říci, že mikroklima charakterizují dlouhodobé průměry a typická variabilita klimatických faktorů v této vrstvě atmosféry (Rotach & Calanca 2002).

Mezi hlavní faktory charakterizující mikroklima patří teplota vzduchu (T_{air}) a půdy, vlhkost vzduchu (RH) a půdy, sluneční záření a rychlost větru (Barry & Blanken 2016), ale podle předmětu výzkumu je možné přidat další faktory, např. evaporaci či množství atmosférických srážek (Busby et al. 1978).

V Tab. 1 (viz níže), která vychází z celkem 25 odborných prací zabývajících se studiem vlivu mikroklimatu na distribuci mechorostů či lišejníků, uvádím souhrnný přehled konkrétních měřených mikroklimatických proměnných.

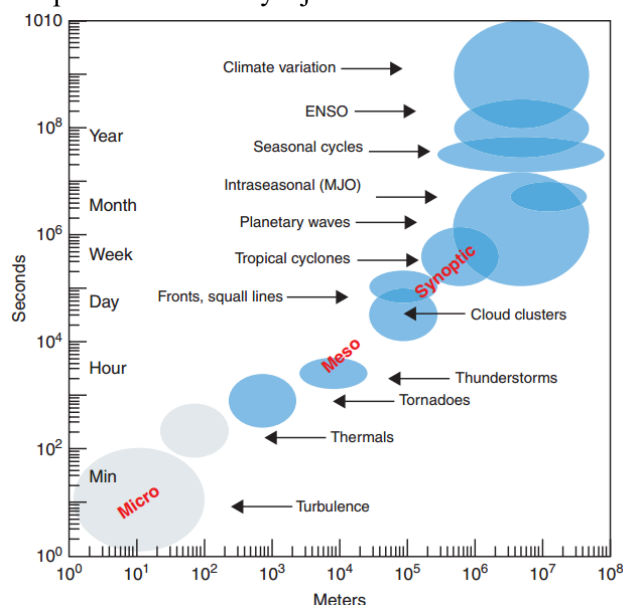
Na základě studia relevantní literatury považuji za nejvýznamnější mikroklimatické faktory ve vztahu k mechorostům teplotu a vlhkost vzduchu. Ve 4. a 5. kapitole se proto budu detailněji zabývat mikroklimatickými proměnnými spojenými s teplotou a vlhkostí vzduchu, způsoby jejich měření a jejich podrobnému vlivu na mechorosty.

2.2.3 Prostorové a časové škály měření mikroklimatických podmínek

Mikroklima lze vertikálně definovat podle výšky vegetačního zápoje. To znamená rozpětí od několika centimetrů (např. nízká vegetace tundry) po desítky metrů (např. tropický deštný les). Horizontální rozpětí hodnot je podobné, pohybuje se od jednotek centimetrů po stovky metrů (Obr. 3). Časově se mikroklimatické procesy odehrávají na škále sekund až desítek minut (Barry & Blanken 2016). Platí ale, že mikroklima představuje dlouhodobé poměry a jejich charakteristickou variabilitu na konkrétním místě (Rotach & Calanca 2002), tudíž měření mikroklimatických podmínek by mělo probíhat kontinuálně po dostatečně dlouhou dobu, aby tyto trendy zachytilo.

Volba vhodného měřítka by se také měla odvíjet od velikosti studovaného organismu (Potter et al. 2013). V případě mechorostů by toto měřítko v souvislosti s jejich drobnými rozměry mělo být poměrně jemné, ideálně v řádu desítek centimetrů, maximálně do 1 m (Baldwin & Bradfield 2005). To je ovšem v experimentech zabývajících se vzorci distribuce mechorostů obtížně proveditelné (nákladné

na technické vybavení, velké množství dat), proto jsou měření mikroklimatu obvykle prováděná ve větším měřítku. Přehled velikostí ploch, ke kterým byla vztažena různá mikroklimatická měření, včetně délky měření a výšky umístění měřicího přístroje nad zemí uvádím v Tab. 1 (viz níže).



Obr. 3: Prostorová a časová škála fenoménů spojených s mikroklimatem v porovnání s měřítkem mesoklimatických a makroklimatických jevů. Podle (Barry & Blanken 2016).

Tab. 1: Přehled měřených mikroklimatických proměnných používaných v pracích zabývajících se studiem vlivu mikroklimatu na distribuci mechorostů či lišejníků.

Vysvětlivky: N – zdroj neuvádí, * – velikost plochy, ke které se vztahují naměřená data.

Poznámky: ^{a)} měří vertikální gradient mikroklimatických podmínek podél výškových zón v rámci stromového patra, ^{b)} měřicí přístroj umístěn 5 cm pod povrchem země. Modře označené kapitoly jsou detailně zpracovány v kapitole 4.3.

Terénní měřená charakteristika	Průběh a délka měření	Prostorové měřítko*	Umístění přístroje (výška nad zemí)	Zdrojové studie
TEPLOTA				
Teplota vzduchu (T_{air})	N	do 100 m ² včetně	N	(Baker et al. 2018)
	jednorázově	do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně	N do 2 m včetně	(Bátori et al. 2014) (Gignac & Dale 2005)
	nesouvisle	N do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně	do 1 m včetně do 10 cm včetně do 1 m včetně	(Brunialti et al. 2013) (Steward & Mallik 2006) (Aude & Lawesson 1998)
	souvisle, 1 týden a méně	N do 25 m ² včetně více než 100 m ²	N N do 2 m včetně	(Sporn et al. 2010) ^{a)} (Kraichak 2014) (Király et al. 2013); (Ódor et al. 2014)
	souvisle, 1 měsíc a méně	do 5 m ² včetně	do 10 cm včetně	(Haughian & Burton 2018)
	souvisle, déle než 1 měsíc	N do 5 m ² včetně více než 100 m ²	do 2 m včetně nad 2 m do 10 cm včetně do 2 m včetně nad 2 m	(Sporn et al. 2009); (Sonnleitner et al. 2009) (Normann et al. 2010) ^{a)} (Haughian & Frego 2017); (Oishi 2018); (Frego & Carleton 1995) (Haughian & Frego 2017) (Toivonen et al. 2017) ^{a)}
	souvisle, 6 měsíců a déle	N do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně více než 100 m ²	nad 2 m do 1 m včetně N do 2 m včetně	(Batke et al. 2015) ^{a)} ; (Gehrig-Downie et al. 2011) ^{a)} (Fenton & Frego 2005) (Aragón et al. 2015) (Karger et al. 2012)
VLHKOST				
Relativní vlhkost (RH)	N	do 100 m ² včetně	N	(Baker et al. 2018)
	jednorázově	do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně	N do 1 m včetně	(Bátori et al. 2014) (Gignac & Dale 2005)
	nesouvisle	N do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně	do 1 m včetně do 10 cm včetně do 1 m včetně	(Brunialti et al. 2013) (Steward & Mallik 2006) (Aude & Lawesson 1998)
	souvisle, 1 týden a méně	N do 25 m ² včetně více než 100 m ²	N N nad 2 m	(Sporn et al. 2010) ^{a)} (Kraichak 2014) (Király et al. 2013); (Ódor et al. 2014)
	souvisle, 1 měsíc a méně	do 5 m ² včetně	do 10 cm včetně	(Haughian & Burton 2018)
	souvisle, déle než 1 měsíc	N do 5 m ² včetně více než 100 m ²	do 2 m včetně nad 2 m do 10 cm včetně do 2 m včetně nad 2 m	(Sporn et al. 2009); (Sonnleitner et al. 2009) (Normann et al. 2010) ^{a)} (Haughian & Frego 2017); (Oishi 2018); (Frego & Carleton 1995) (Haughian & Frego 2017) (Toivonen et al. 2017) ^{a)}
	souvisle, 6 měsíců a déle	N do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně více než 100 m ²	nad 2 m do 10 cm včetně do 1 m včetně N do 2 m včetně	(Batke et al. 2015) ^{a)} ; (Gehrig-Downie et al. 2011) ^{a)} ; (Coxson & Coyle 2003) (Del Prado & Sancho 2007) (Fenton & Frego 2005) (Aragón et al. 2015) (Karger et al. 2012)
Půdní vlhkost (SM)	nesouvisle	do 5 m ² včetně	^{b)}	(Steward & Mallik 2006)
SVĚTLO				
Intenzita PAR	nesouvisle	N do 5 m ² včetně do 25 m ² včetně	do 1 m včetně do 1 m včetně do 2 m včetně	(Brunialti et al. 2013) (Steward & Mallik 2006) (Aude & Lawesson 1998)
	souvisle, 6 měsíců a déle	N do 5 m ² včetně	N do 10 cm včetně do 1 m včetně	(Coxson & Coyle 2003) (Del Prado & Sancho 2007) (Fenton & Frego 2005)
Intenzita světla	jednorázově	do 25 m ² včetně	do 1 m včetně	(Gignac & Dale 2005)
OSTATNÍ				
Atmosférické srážky	nesouvisle	do 5 m ² včetně	N	(Steward & Mallik 2006)
	souvisle, 6 měsíců a déle	N	N	(Busby et al. 1978); (Coxson & Coyle 2003)
Hloubka sněhové pokrývky	souvisle, 6 měsíců a déle	N	N	(Coxson & Coyle 2003)

3. MECHOROSTY

3.1 Charakteristika skupiny a její systematické zařazení

Mechorosty jsou starobylou skupinou primárně suchozemských rostlin sdílejících podobný životní cyklus, který se vyznačuje heteromorfní rodozměnou s převahou gametofytu (Vanderpoorten & Goffinet 2009), čímž se odlišují od všech ostatních suchozemských rostlin (Shaw & Renzaglia 2004). Gametofyt mechorostů je vytrvalý a fotosyntetizuje (Goffinet & Shaw 2009). Naopak monosporangiatní nevětvený sporofyt, který vyrůstá z oplozené vaječné buňky na gametofytu, je obvykle krátkověký a závislý na mateřském gametofytu (Shaw et al. 2011). Mechorosty zahrnují tři linie nejasného fylogenetického postavení (De Sousa et al. 2018, Puttick et al. 2018, Qui et al. 2006, Wickett et al. 2014) – játrovky (Marchantiophyta), mechy (Bryophyta) a hlevíky (Anthocerotophyta), které spolu s cévnatými rostlinami tvoří monofyletickou skupinu Embryophyta (Mishler et al. 2001). Po krytosemenných rostlinách jsou mechorosty se svými přibližně 20 000 druhy druhou největší skupinou suchozemských rostlin a tvoří tak důležitou složku mnoha terestrických ekosystémů (Goffinet & Shaw 2009, Renzaglia et al. 2007).

3.2 Specifické vlastnosti mechorostů ve vztahu k mikroklimatu

Mezi klíčové vlastnosti mechorostů, které hrají zásadní roli v interakcích s environmentálním prostředím, patří jejich drobný vzrůst a způsob hospodaření s vodou (Glime 2017).

Cévnaté rostliny mají vyvinutý transportní systém, který jim umožňuje rozvádět vodu získanou kořeny z půdy po celém těle a zároveň slouží k rychlému přenosu živin a signálních látek. Přítomnost kutikuly na povrchu jejich těla minimalizuje ztráty vody a stav hydratace je regulován endogenně prostřednictvím průduchů (Goffinet & Shaw 2009).

Situace u mechorostů je zcela odlišná – jejich rhizoidy nejsou analogické kořenovému systému cévnatých rostlin, nemají vyvinuté pravé cévní svazky, nedisponují mechanismy pro zadržování vody uvnitř stélky a jejich schopnost bránit se ztrátám vody je značně omezená na fyzikální mechanismy namísto biologických (Busby & Whitfield 1978).

Mechorosty jsou většinou ektohydričné a poikilohydričné. To znamená, že transport vody probíhá převážně v kapilárních prostorech vně rostliny, například v systému papil či žlábků na povrchu fyloidů (lístků) nebo v prostorech při jejich bázi. Voda je spolu s rozpuštěnými živinami vstřebávána celým povrchem stélky. Stav hydratace je na rozdíl od cévnatých rostlin řízen exogenně, obsah vody ve stélce mechorostu kolísá spolu s obsahem vody v okolním prostředí. Proto musí být mechorosty adaptované na občasnou desikaci (vysušení) (Alpert 2000, Goffinet & Shaw 2009, Oliver et al. 2005, Vanderpoorten & Goffinet 2009).

Z těchto důvodů mají mechorosty vyvinuté speciální buněčné, morfologické (Platt et al. 1994) a molekulární (Oliver 1991) mechanismy, které minimalizují poškození způsobené desikací a následnou

rehydrataci (Goffinet & Shaw 2009) a díky kterým jsou některé druhy schopné přežít i velmi extrémní podmínky (Schonbeck & Bewley 1981). Přechod mezi neaktivním stavem metabolismu při desikaci a obnovením životních pochodů po rehydrataci může být velmi rychlý (Proctor 2001). Podobné charakteristiky vodního hospodaření ale nejsou výlučným znakem mechorostů, mimo jiné je sdílejí například s lišejníky (Proctor 2000).

S mimořádně úzkou vazbou mechorostů na vodu v okolním prostředí a neschopností syntetizovat pravý lignin souvisí i jejich drobné rozměry. Závislost pohlavního rozmnožování mechorostů na vodním prostředí je dalším z faktorů, které limitují rozvoj větších forem (Glime 2017). Co do vzrůstu jsou nejmenší skupinou suchozemských rostlin (Medina et al. 2011). Aby mechorosty zadržely ve svém okolí co nejvíce vody, žijí ve společenstvech tvořících větší formace s druhově specifickými charakteristikami (Mägdefrau 1982, Michel et al. 2012, Rice et al. 2001).

Život mechorostů je, kvůli jejich vlastnostem uvedeným výše, provázán s prostředím, které je obklopuje (Dahlberg et al. 2014, Goffinet & Shaw 2009). Vanderpoorten a Goffinet (2009) přímo uvádí, že „většina druhů mechorostů má tendenci obsazovat dobře definované niky, jako kdyby u nich byla vyvinuta diskrétní fyziologická optima pro takové faktory, jako je vlhkost, světlo, teplota a typ substrátu“. Tyto faktory bezprostředně ovlivňují dostupnost vody a živin (Glime 2017), růst (Busby et al. 1978), rychlost fotosyntézy (Busby & Whitfield 1978, Fukuta et al. 2012) a další fyziologické funkce mechorostů, například otevírání tobolek a šíření výtrusů (Johansson et al. 2016). V řadě studií bylo prokázáno, že environmentální faktory mají rozhodující vliv na výskyt a distribuci mechorostů (Belland 2005, Farias et al. 2017, Pharo et al. 2005).

Je třeba si uvědomit, že mechorosty, jejichž řádová velikost je 10^{-1} - 10^2 cm (Mägdefrau 1982), obývají vrstvu atmosféry těsně nad povrchem substrátu. V této vrstvě mohou v závislosti na členitosti terénu, topografii či charakteristice vegetace a substrátu panovat zcela jiné mikroklimatické podmínky než v okolní atmosféře. Cantlon (1953) studoval rozdíly mikroklimatu na opačně orientovaných svazích pahorku Cushtunk Mountain (254 m n. m) v New Jersey. Výsledek experimentu jasně ukázal, že rozdíl v hodnotách teploty a vlhkosti mezi severně a jižně orientovaným svahem se nejvíce projevil právě ve vrstvě těsně nad zemí (ve výšce 5 cm), na rozdíl od vyšších vrstev atmosféry, kde docházelo k výraznějšímu vyrovnávání podmínek. Taktéž rozdíly ve složení rostlinstva byly nejmarkantnější v přízemní vrstvě vegetace, přičemž druhové složení mechorostů vykazovalo největší variabilitu.

I jiné studie dokumentují, že vzorec rozšíření druhů a složení společenstev mechorostů je odlišný od vzorce distribuce cévnatých rostlin (Chiarucci et al. 2007, Herben 1987, Hokkanen 2006). Dá se tedy předpokládat, že mechorosty podléhají jiným řídicím faktorům nežli cévnaté rostliny, přičemž právě mikroklima je pravděpodobně jedním z nich (Cantlon 1953).

3.3 Význam mechorostů

Mechorosty nalezneme na všech kontinentech a téměř ve veškerých typech terestrických i sladkovodních ekosystémů. Tvoří významnou složku epifytické vegetace tropů a pozemního patra vegetace v boreálních lesích. V rašeliništích jsou zcela dominantní skupinou rostlin. V těchto typech ekosystémů mají zásadní úlohu v koloběžích živin (Glime 2017, Kolari et al. 2006).

Důležitou ekologickou rolí mechorostů je vliv na vodní režim krajiny, kontrola eroze půdy či vytváření životního prostředí pro nespočet dalších organismů (Vanderpoorten & Goffinet 2009).

Lidé využívají mechorosty již od dávných dob především v zemědělství, medicíně a jako palivo (Glime 2017). Ve vývojové, buněčné a molekulární biologii našly uplatnění některé druhy mechorostů jako modelové organismy (např. *Physcomitrella patens*) (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Studium fylogeneze mechorostů je klíčové pro pochopení rané fáze evolučního vývoje suchozemských rostlin (Wickett et al. 2014). V neposlední řadě jsou mechorosty díky svému globálnímu rozšíření a úzké vazbě na mikrohabitat, který je obklopuje (Cole et al. 2008), často využívány jako bioindikátory (Stewart & Mallik 2006, Vanderpoorten & Goffinet 2009) nebo pro výzkum změn v areálech druhů v důsledku globální klimatické změny (Gignac 2001).

4. STUDIUM VLIVU MIKROKLIMATU NA MECHOROSTY

4.1 Měření mikroklimatu

V literatuře lze dohledat řadu studií, které se zabývají vlivem mikroklimatu na ekofyziologické funkce mechorostů (Furness & Grime 1982a,b; Longton 1979, Zotz et al. 1997). Práci, které zkoumají vztah mezi mikroklimatem a distribucí mechorostů je podstatně méně. To je poněkud paradoxní, vzhledem k faktu, že mikroklima je vnímáno jako jeden ze zásadních faktorů řídících rozšíření a druhové složení vegetace (Bátori et al. 2014). U mechorostů se navíc předpokládá, že jsou k mikroklimatickým podmínkám díky svým specifickým vlastnostem mimořádně senzitivní (Hylander et al. 2005, Proctor 2000, Schmalholz & Hylander 2011).

Lembrechts (2018) shrnuje čtyři možné přístupy k získávání mikroklimatických dat, které se využívají obecně v různých typech ekologických studií (např. při modelování výskytu druhů, SDM). Patří mezi ně:

1. in-situ měření (Haughian & Burton 2018, Lookingbill & Urban 2003),
2. převedení (downscaling) dat z běžných meteorologických stanic pomocí matematických modelů na jemnější mikroklimatická data (Zellweger et al. 2015),
3. topografická interpolace mikroklimatu (Ashcroft & Gollan 2012, Lookingbill & Urban 2003),
4. využití technik dálkového průzkumu Země (Zellweger et al. 2015).

In-situ terénní měření představuje nejpřímější způsob získávání mikroklimatických dat. Ve studované lokalitě jsou nainstalovány malé datalogery, které s vysokým rozlišením měří mikroklimatické podmínky přímo v místě, kde jsou pro žijící organismy nejvíce relevantní (Bramer et al. 2018, Lembrechts et al. 2018). Miniaturní sensory mohou být dokonce přiloženy přímo na povrch těla organismu (Campbell & Coxson 2001). Výhodou je detailní časové rozlišení a schopnost zachytit frekvence výskytu extrémních mikroklimatických podmínek, které obvykle ovlivňují areály rozšíření druhů více než průměrné hodnoty mikroklimatu (Lembrechts 2018).

V případě mechorostů existuje pouze malé množství studií, které provádí terénní měření mikroklimatu. Jednou z příčin nízkého počtu těchto studií může být komplikovanost technického provedení experimentu. Ideálně je třeba získat terénní mikroklimatická data z velkého prostoru, ale měřená po dlouhou dobu (nejlépe v řádu let) s co nejjemnějším rozlišením. To mohlo zejména v minulosti představovat problém, ovšem v současnosti se díky rozvoji technologií podobné typy studií realizují snáze, a tak do budoucna snad dojde k navýšení jejich počtu. Existence cenově dostupných měřicích přístrojů malých rozměrů s dostatečně velkou výdrží baterie a kapacitou paměti umožňuje měřit podrobná terénní data v heterogenním prostředí na velké ploše (Wild et al. 2019).

Řada studií namísto přímého terénního měření mikroklimatických dat uvažuje mikroklima pouze nepřímo, skrze předpokládaný efekt jiných stanovištních proměnných – například míry zapojení vegetace (Sulyma & Coxson 2001), orientace vůči světovým stranám (Hylander 2005), sklonu svahu (Darell & Cronberg 2011, Mandl et al. 2009), charakteristiky mrtvého dřeva (Jansová & Soldán 2006), struktury substrátu (Cole et al. 2008, Mills & Macdonald 2004) či vlastností humusové vrstvy (Raabe et al. 2010).

Dále se budu podrobněji věnovat studiím zabývajících se vlivem mikroklimatu na rozšíření, pokryvnost a druhové složení společenstev mechorostů, které odpovídají následujícím kritériím:

- a) in-situ měřená terénní data (minimálně T_{air} , RH),
- b) souvislé mikroklimatické měření (alespoň cca 1 týden),
- c) dostatečně jemná prostorová škála (maximálně 25 m²). *

* neplatí u tropických studií zabývajících se epifytickými či epifylními mechorosty

Zadaná kritéria splňuje 12 recentních vědeckých prací. Vzhledem k tomu, že se jedná o různorodé studie, které se liší svým zaměřením i přístupem, a není tak možná generalizace, dále bude podrobněji pojednáno o jednotlivých studiích a budou zhodnoceny přínosy a negativa použitých výzkumných metod. Výsledky těchto studií jsou detailněji diskutovány v podkapitole 5.2.

4.2 Teplota a vlhkost – klíčové mikroklimatické faktory

Teplota a vlhkost vzduchu jsou zásadní mikroklimatické faktory, které bezprostředně ovlivňují fyziologii a ekologii mechorostů (viz kapitola 3 a 5). V řadě studií jsou z naměřených terénních hodnot T_{air} a RH odvozeny biologicky relevantnější proměnné – sytostní doplněk (VPD) nebo vodní potenciál vzduchu (Ψ_{air}) (Frego & Carleton 1995, Haughian & Burton 2018).

Relativní vlhkost je poměr mezi aktuálním množstvím vodních par ve vzduchu a množstvím par, který by vzduch obsahoval při stejném tlaku a teplotě při plném nasycení, udává se v procentech (%). Sytostní doplněk je rozdíl maximálního tlaku vodní páry ve vzduchu při dané teplotě a skutečného tlaku vodní páry při stejné teplotě (neboli množství vodních par, které je vzduch schopen pojmout k plnému nasycení), udává se v hPa nebo kPa. Vodní potenciál vzduchu je veličina používaná ve fyziologii rostlin, která kvantitativně vyjadřuje tendenci vody přemísťovat se z jednoho prostředí do jiného (například z okolní atmosféry do stélky mechorostu). Hodnota Ψ_{air} je relativní, referenční hodnotou je potenciál čisté vody, který byl stanoven jako nulový, tj. je-li $\Psi_{\text{air}} = 0$ MPa, znamená to, že je vzduch plně nasycen vodní parou. Voda se vždy přemísťuje z prostředí o vyšším do prostředí s nižším vodním potenciálem. V praxi to znamená, že čím nižších (více záporných) hodnot Ψ_{air} vzduch dosahuje, tím je sušší (tj. tím více vody odchází ze stélky mechorostu do okolí) (Jones 2014).

V některých studiích se lze setkat s pojmem relativní obsah vody (RWC), který vyjadřuje kolik vody z maximálního možného množství aktuálně obsahuje tělo rostliny (%). Rovnovážný obsah vody (W_{eq}) je potom druhově specifická konstanta, která vyjadřuje stav, kdy je rostlina v rovnováze s okolím a nedochází ani k příjmu, ani ke ztrátě vody (Haughian & Burton 2018).

4.3 Přehled recentních studií – metody výzkumu

4.3.1 Studie z tropického podnebného pásu

Následující text přibližuje osm studií z různých tropických oblastí ve Střední a Jižní Americe, jihovýchodní Asii a Oceánii. Šest z osmi představených prací se soustředí specificky na výzkum epifytických mechorostů. Epifytické a epifylní (foliikolní) druhy mechorostů obsazují exponované habitaty, což z nich činí ideální model pro studium variability mikroklimatu (Kraichak 2014). Stručný přehled metodik studií je zpracován v Tab. 2, viz níže.

Sporn et al. (2009) studovali změnu mikroklimatu v důsledku intenzifikace hospodaření v podhorských deštných lesích a její dopad na druhové bohatství a složení společenstev epifytických mechorostů. Podle intenzity hospodářských zásahů a charakteristik porostu byly rozlišovány tři kategorie habitatů v rámci kterých byly stanoveny výzkumné plochy sloužící k měření mikroklimatu a bryologickému snímkování. Následná analýza pracovala s hodnotami průměrných denních minim a maxim T_{air} a RH a z nich odvozených hodnot VPD. Nebyl prokázán signifikantní rozdíl v celkové druhové bohatosti mezi jednotlivými stanovišti ani typy habitatů, ale byl zaznamenán výrazný posun v druhovém složení v závislosti na intenzitě hospodaření.

Tab. 2: Přehled studií zabývajících se vlivem mikroklimatu na distribuci mechorostů v prostředí tropů: **(a)** studie (Sonnleitner et al. 2009), **(b)** studie (Sporn et al. 2009), **(c)** studie (Sporn et al. 2010), **(d)** studie (Gehrig-Downie et al. 2011), **(e)** studie (Karger et al. 2012), **(f)** studie (Kraichak 2014), **(g)** studie (Batke et al. 2015), **(h)** studie (Toivonen et al. 2017).
Výsvětlivky: N – zdroj neuvádí, * – epifylní mechorosty.

	Lokalita	Měřené proměnné	Přístroj	Umístění přístroje	Interval záznamu	Plocha	Délka měření	Odvozené proměnné
a *	Kostarika	T _{air} , RH	N	1,5 m nad zemí	5 min	N	40 dní	
b	Indonésie	T _{air} , RH	Hobo® ProV2, Onset Computer Corporation	2 m nad zemí	15 min	N	2 měsíce	VPD
c	Indonésie	T _{air} , RH	Hobo® ProV2, Onset Computer Corporation	2 m nad zemí na kmeni + u báze koruny	N	N	1 týden	
d	Francouzská Guyana	T _{air} , RH	Hobo® ProV2, Onset Computer Corporation	15-25 m nad zemí v koruně	5 min/20min	N	60 dní/230 dní	VPD
e	Ekvádor, Kostarika, Filipíny	T _{air} , RH	Hobo® ProV2, Onset Computer Corporation	1,5-2 m nad zemí	1 h	400 m ²	min. 12 měsíců	VPD
f *	Francouzská Polynésie	T _{air} , RH	Luscar EL-USB2, Luscar Electronics	N	5 min	9 m ²	5 dní	VPD
g	Honduras	T _{air} , RH	Luscar EL-USB2, Luscar Electronics	3 různé výšky na kmeni	10 min/ 1h	2 stromy v rámci plochy 0,02 km ²	12 měsíců	
h	Peru	T _{air} , RH	DS 1923 Hygrochrom iButton, Maxim Integrated	3 m nad zemí na kmeni	1 h	400 m ²	5 měsíců	

Podobný tým autorů na totožné lokalitě později provedl výzkum, který sledoval vztah mezi variabilitou mikroklimatu podél výškového gradientu porostu a změnou vertikální distribuce epifytických mechorostů. Na každém ze stanovišť (1 ha) byly pro účely bryologického snímkování a měření mikroklimatu vybrány dva stromy z korunového patra (výška 25-45 m) a dva stromy z podrostu (3-6 m). Terénní měření ukázalo, že mikroklima se mezi jednotlivými výškovými patry znatelně liší a v závislosti na vertikální poloze ovlivňuje druhovou bohatost mechorostů (Sporn et al. 2010).

Silné vazby mechorostů na dostupnost vody v atmosféře si všímá studie Gehrig-Downieové et al. (2011), která porovnává biomasu epifytické vegetace mezi nížinným deštným a mlžným lesem. Celkem 48 vzorkovaných stromů se nacházelo v 10 výzkumných plochách o výměře 1 ha. Na 2 plochách zaznamenávaly dataloggery mikroklimatická data každých 5 min po dobu 2 měsíců, na zbytku ploch byla data nahrávána s intervalem 20 min po dobu 230 dní. Výsledky jasně ukázaly, že epifytická biomasa, z naprosté většiny tvořená mechorosty a lišejníky, je vyšší u mlžných lesů, které jsou typické pravidelným výskytem mlh korelujícím s hodnotami RH vyššími než 98 %.

Vlhkost jako faktor řídící výskyt a abundanci mechorostů je považován za tak zásadní, že někteří autoři navrhuji pokryvnost mechorostů jako vhodný ukazatel dlouhodobých vlhkostních poměrů lokality (Batke et al. 2015, Karger et al. 2012).

Karger et al. (2012) získali mikroklimatická data ze 14 stanovišť v Ekvádoru, 6 v Kostarice a 6 na Filipínách v různých nadmořských výškách prostřednictvím dataloggerů umístěných v podrostu. Pokryvnost mechorostů byla odhadována vizuálně na veškerých stromech rostoucích na ploše 20×20 m obklopující příslušný datalogger. Potvrdilo se, že pokryvnost epifytických mechorostů může být použita jako dobrý indikátor vlhkostních poměrů (nelze-li z jakéhokoli důvodu uskutečnit detailní měření), ale pouze u stanovišť, která se výrazně neliší nadmořskou výškou nebo rozpětím teplot. Ke shodným závěrům došli i Batke et al. (2015), kteří prováděli vizuální odhad pokryvnosti mechorostů a mikroklimatické měření na celkem 20 vzrostlých stromech vybraných na jedné lokalitě v rámci 10 ploch o velikosti 150×150 m.

V případě, že není možné provést terénní měření dat, lze pro odhad mikroklimatických podmínek použít také strukturní vlastnosti porostu, jak ukazují Toivonenová et al. (2017) ve své studii z horského mlžného lesa. Na celkem 36 plochách (400 m²) vytyčených v rámci 11 stanovišť zaznamenali abundanci epifytů (cévnatých i bezcévných rostlin) a strukturní charakteristiky porostu. Mikroklimatické měření proběhlo pouze na 17 plochách (vždy 1 datalogger umístěný v centru plochy) tak, aby postihlo sezónu dešťů i sucha. Pro účely analýzy byly vypočteny prahové hodnoty T_{air} a RH (5. a 95. percentil denního minima a maxima T_{air} a RH), které jsou z biologického hlediska lepším vyjádřením limitace prostředím než pouhé průměry. Výsledky ukázaly, že mikroklimatická data silně korelují se strukturními charakteristikami porostu, nejvíce s mírou zapojení vegetace. Zahrnutí mikroklimatických dat do analýzy nezlepšilo výrazně predikční sílu modelu pro žádnou z funkčních skupin rostlin. Míra pokryvnosti mechorostů byla limitována zejména vysokými hodnotami T_{air} , což je v souladu s výsledky jiných studií (Bader et al. 2013, Dilks & Proctor 1975, Zotz et al. 1997).

Zbývající 2 studie se již věnují epifylním mechorostům. Kraichak (2014) využil epifylní mechorosty jako model pro výzkum efektů mikroklimatu na fluktuaci beta diverzity (tj. míry rozdílnosti v druhovém složení mezi společenstvy podél určitého gradientu prostředí). Pro minimalizaci efektu rozdílů podmínek na velké prostorové škále byla stanovena výzkumná plocha o výměře 1 km², v rámci které bylo provedeno měření mikroklimatu a snímkování epifylních mechorostů na listech daných druhů hostitelských rostlin na stanovištích o velikosti 3×3 m. Ukázalo se, že druhové složení společenstev epifylních mechorostů se liší tím víc, čím větší je variabilita mikroklimatických podmínek.

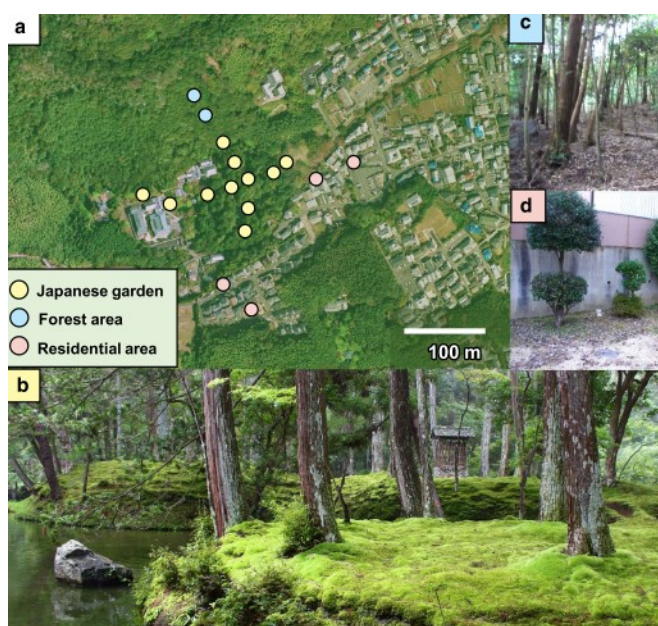
Sonnleitnerová et al. (2009) vybrali podél výškového gradientu tři přílehlá stanoviště s předpokladem odlišného mikroklimatu (dno údolí, svah, hřeben). Na každém z nich snímkovali mechorosty z 10 náhodně vybraných listů z každého ze 4 daných hostitelských druhů podrostních rostlin. Ukázalo se, že fluktuace RH je nejzásadnější faktor limitující výskyt epifylních mechorostů.

Ačkoliv jde o různorodou směsici studií z různých tropických oblastí světa, potvrdilo se, že výskyt, diverzita a množství biomasy mechorostů je rozhodujícím způsobem ovlivňováno zejména obsahem vody v okolní atmosféře.

4.3.2 Studie ze subtropického podnebného pásu

Studie z Kjóta se zabývá vlivem mikroklimatu na diverzitu mechorostů v netradičním ekosystému – japonských zahradách (Oishi 2018). Význam městské zeleně a zahrad jako refugií biodiverzity značně narůstá v důsledku globálního trendu urbanizace a s tím spojeného úbytku přirozených ekosystémů a jejich fragmentace (Goddard et al. 2009). Japonské zahrady ve srovnání s jinými typy urbánní zeleně vykazují prokazatelně vyšší diverzitu mechorostů (Oishi 2012).

Příčinou velké druhové bohatosti je členitý terén japonských zahrad, přítomnost vodních ploch, pravidelná péče (např. čištění porostů mechu od rostlinného opadu) a unikátní mikroklima. Cílem studie bylo analyzovat vztah mezi mikroklimatem, charakteristikami terénu a diverzitou mechorostů napříč různými typy prostředí – japonskou zahradou, zastavěnou oblastí a přilehlým lesem. Kruhové výzkumné plochy o poloměru 1 m byly rozmístěny v rámci studované lokality, viz Obr. 4.



Obr. 4: Lokace výzkumných ploch: (a) rozmístění výzkumných ploch na lokalitě, (b) pohled na japonskou zahradu Saihoji Temple, (c) charakter oblasti lesa, (d) charakter zastavěné oblasti. Podle (Oishi 2018).

Hodnoty T_{air} a RH byly zaznamenávány dataloggery Hygrochron™ iButton DS1923 umístěnými na zemi v centru výzkumných ploch každých 15 min po dobu 40 dní. Přestože byly dataloggery chráněny krytem před přímým slunečním zářením, do analýzy byla zahrnuta pouze data z nočních měření (mezi 18:00 a 6:00), která nebyla ovlivněna zahříváním dataloggerů působením slunečního světla. V rámci výzkumných

ploch bylo provedeno bryologické snímkování – určení druhů všech mechorostů a odhad jejich pokryvnosti. Výsledky ukázaly, že zahrady mají chladnější a vlhčí mikroklima než okolní krajina, což pravděpodobně vysvětluje i větší diverzitu mechorostů.

Tato ojedinělá studie, ačkoliv se týká velmi specifického a málo zastoupeného prostředí, je přínosná zejména volbou vhodného prostorového měřítka, které je dostatečně jemné, a má tak potenciál zachytit prostorovou variabilitu mikroklimatu. Problém spatřuji v analýze dat pouze z nočních měření. Denní perioda je pro mechorosty rozhodující, jelikož jde o dobu, kdy dochází k fotosyntetické aktivitě (Karger et al. 2012). Navíc během dne T_{air} a RH dosahují limitních hodnot, které ale v analýze nebyly zahrnuty. Přitom výskyt mechorostů je pravděpodobně určen spíše prahovými stresovými podmínkami než rozpětím ideálních hodnot (Haughian & Burton 2018).

4.3.3 Studie z mírného podnebného pásu

Uvádím tři kanadské studie, které jako jediné splňují podmínky uvedené na začátku kapitoly. Stručný přehled metodiky experimentů jsem zpracovala v Tab. 3. Jelikož jde o experimenty prováděné v podmínkách alespoň částečně srovnatelných s ČR, popíšu je detailněji než předešlé studie.

Tab. 3: Přehled studií zabývajících se vlivem mikroklimatu na mechorosty v prostředí mírných šířek: (a) studie (Frego & Carleton 1995), (b) studie (Fenton & Frego 2005), (c) studie (Haughian & Burton 2018).

Výsvětlivky: N – zdroj neuvádí.

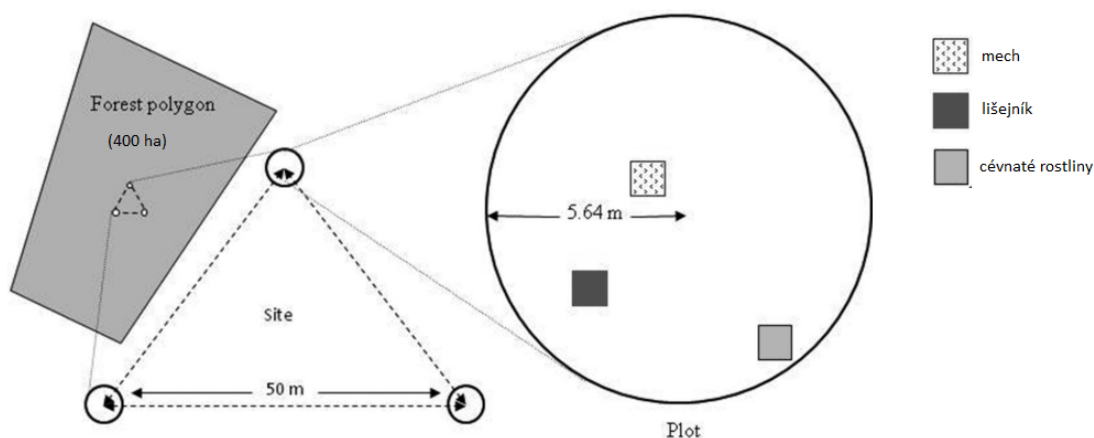
	Lokalita	Měřené proměnné	Přístroj	Umístění přístroje	Interval záznamu	Plocha	Délka měření	Odvozené proměnné
a	Ontario	T_{air} , RH	datalogger CR10, sonda 207, Campbell Scientific	2 cm nad povrchem mechu	1 min	cca 2 m ²	celkem 7 měsíců, týdenní rotace	VPD
		PAR	LI190SB, Campbell Scientific	na povrchu mechu	1 min	cca 2 m ²	celkem 3,5 měsíce, týdenní rotace	
		srážky	kolektor o průměru 10 cm	N	při dešťové události	cca 2 m ²	15 týdnů	
b	New Brunswick	T_{air} , RH	sonda 207 a HMP45C, Campbell Scientific	10-15 cm nad zemí	N	N	celkem 10 měsíců, týdenní rotace	VPD
		PAR	sonda LI190SB, Campbell Scientific	10-15 cm nad zemí	N	N	celkem 10 měsíců, týdenní rotace	
		srážky	N	N	N	N	N	
c	Britská Kolumbie	T_{air} , RH	Hobo® U23001, Onset Computer Corporation	2 cm nad vegetací	5 min	0,25 m ²	celkem 6 týdnů	Ψ_{air} , WC_{eq}

Studie Fregové a Carletona (1995) a práce Haughiana a Burtona (2018) se zabývají hypotézou, že prostorový vzorec výskytu mechorostů na lesní půdě odpovídá vzorci heterogenity mikroklimatických podmínek.

Práce Fregové a Carletona (1995) analyzuje vliv mikroklimatu na strukturu společenstev 4 druhů lesních, na zemi rostoucích mechorostů, které jsou si ekologicky podobné (3 druhy mechu a 1 druh játrovky). Sběr mikroklimatických dat probíhal od jara do podzimu v rámci bloků velkých 2 m² (součást výzkumné plochy o výměře 4 ha), obsahujících jednodruhové kolonie daných druhů. Podrobné informace o typu použitých měřicích přístrojů a jejich umístění jsou k nalezení v Tab. 3. Měření T_{air} , RH a PAR probíhalo na celkem 8 místech, přičemž 1 datalogger a sada sond byly po celou dobu experimentu na jednom místě, kdežto zbývající 3 dataloggery rotovaly mezi místy s týdenním intervalem. Naměřená data byla souhrnně vyjádřena jako hodinové průměry T_{air} a VPD, hodnoty celkového množství PAR za hodinu a množství srážek v cm. Neprokázalo se, že by mezi danými druhy mechorostů docházelo na základě rozdílů sledovaných proměnných mezi jednotlivými mikrostanovišti k jasné separaci nik, která by se projevila v prostorovém vzorci jejich výskytu.

Podobnou otázku řeší také práce Haughiana a Burtona (2018), ovšem s tím rozdílem, že studuje roli mikroklimatu v utváření odlišných prostorových nik různých funkčních skupin – mechu, lišejníků a cévnatých rostlin. Komplikovaným způsobem (viz Obr. 5) bylo stanoveno 24 čtverců o výměře 0,5×0,5 m odpovídajících jednotlivým funkčním skupinám, ve kterých probíhalo mikroklimatické měření T_{air} a RH. Do statistické analýzy byly použity průměry denních minim, maxim a průměrů Ψ_{air} při zataženém a slunečném počasí (tj. 6 hodnot vztažených vždy k 1 skupině 3 kruhových ploch tvořících

pomyslný rovnostranný trojúhelník) a sledovalo se, zda se tyto mikroklimatické charakteristiky liší mezi jednotlivými funkčními skupinami. Následně se pro všechna naměřená data vypočítaly referenční hodnoty WC_{eq} pro *Cladonia rangiferina*, přičemž do statistiky byla zanesena frekvence, s jakou jednotlivá stanoviště překročila 4 dané prahy WC_{eq} (10%, 20%, 40% a 70% saturace). Ukázalo se, že niky jednotlivých funkčních skupin jsou určeny prahovými stresovými hodnotami, kdy klíčová je hodnota denního minima Ψ_{air} .



Obr. 5: Stanovení experimentálních ploch ve studii Haughiana a Burtona (2018). V každém z 24 polygonů lesa (plocha 400 ha) byl pomocí GPS zaměřen střed, který sloužil jako výchozí bod pro ustanovení 3 kruhových ploch o ploše 100 m², které se nacházejí ve vrcholech pomyslného rovnostranného trojúhelníku o délce strany 50 m. V těchto kruhových plochách proběhl průzkum vegetace a půdních vlastností. Dále byly v rámci každé z kruhových ploch ustanoveny 3 čtverce (0,5×0,5 m) s dominancí 1 ze 3 funkčních skupin vegetace. V 1 ze čtverců umístěných v centrální kruhové ploše polygonu posléze probíhalo mikroklimatické měření. Upraveno podle (Haughian & Burton 2015).

Třetí ze studií se zabývá ohrožením lesních druhů mechorostů změnou mikroklimatu v důsledku těžby dřeva. Experiment byl navržen v transektovém designu – náhodně vybraný 50m úsek lesa protínalo 11 reprezentativních linií stanovených tak, aby rovnoměrně zahrnovaly stanoviště s různou mírou vegetačního zápoje a disturbance substrátu. Mechorosty byly rozděleny do tří kategorií – jätrovky, lesní druhy mechů a pionýrské mechy. Sběr mikroklimatických dat (viz Tab. 3) probíhal po 2 roky vždy během letních měsíců. Jeden pár sond byl trvale umístěn na pasece jako kontrola, další 2 sady sond co týden rotovaly mezi různými stanovišti pro zachycení co největší prostorové a sezónní variability. Zdroj neuvádí přesnou lokaci dataloggerů, ale z textu vyplývá, že mikroklimatická data byla vztahována k plochám cca 25 m² velkým. K analýze vztahu mezi složením společenstva mechorostů a mírou disturbance stanoviště po těžebním zásahu byly ve statistice použity hodnoty denních minim, maxim a hodinových průměrů T_{air} , RH a PAR. U nezalesněných ploch byl zaznamenán pokles druhové bohatosti mechorostů (Fenton & Frego 2005).

Ke zkvalitnění dat všech tří uvedených studií by mohlo významně přispět, kdyby měření mikroklimatických dat probíhalo celoročně, nikoliv pouze ve vegetačním období. V mírných šířkách je sezónní kolísání podmínek značné, proto by bylo zajímavé zachytit celkovou variabilitu mikroklimatu, což by mohlo pomoci lepšímu pochopení dané problematiky. Ve dvou pracích vedla limitace nízkým

počtem měřících přístrojů k nutnosti týdenní rotace jejich umístění a prakticky tak došlo ke zkrácení doby souvislého měření, i když celková doba měření se na první pohled zdá být poměrně dostačující (Fenton & Frego 2005, Frego & Carleton 1995). Haughian a Burton (2018) nezařadili ve své studii kontrolu (holá půda), což znemožňuje posoudit, do jaké míry formovaly hodnoty naměřených mikroklimatických dat samy funkční skupiny vegetace.

5. VLIV MIKROKLIMATU NA MECHOROSTY

5.1 Vliv mikroklimatu na fyziologické funkce mechorostů – pozadí ekologických dějů

5.1.1 Světlo

Mechorosty jsou schopné fotosyntézy při relativně vysokých hladinách zastínění, což jim umožňuje osidlovat místa pro jiné rostliny neobyvatelná (Goffinet & Shaw 2009). Navíc jsou mechorosty schopné reagovat na změny intenzity světla mnohem rychleji než cévnaté rostliny, a dokáží tak profitovat např. z krátkodobých slunečných skvrn v lesním podrostu (Kubásek et al. 2014).

Mezi fyziologické adaptace na nedostatek světla patří nízký poměr chlorofylu a:b, kdy zvýšená hladina chlorofylu b zefektivňuje zachytávání fotonů a jejich přenos na chlorofyl a (Marschall & Proctor 2004, Mishler & Oliver 1991).

Většina mechorostů má nízký kompenzační i saturační světelný bod. Kompenzační světelný bod je taková hodnota ozáření, při které je zisk CO_2 fotosyntézou právě dostatečný na kompenzaci ztrát CO_2 respirací. Saturační světelný bod je hodnota intenzity světla, při které dojde k nasycení fotosyntetického aparátu světelným zářením a další růst ozáření již rychlost fotosyntézy nezvýší (Glime 2017).

Experiment provedený v jihozápadní Anglii na 47 druzích mechů a 17 druzích jatrovek ukázal, že při 95% světelné saturaci je medián hustoty toku fotonů fotosynteticky aktivního záření (PPFD) pro mechy zhruba $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, pro jatrovky pak $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Marschall & Proctor 2004), což jsou hodnoty až 4krát nižší než u cévnatých C_3 rostlin (Glime 2017). Zároveň tyto hodnoty naznačují lepší přizpůsobení jatrovek na život ve stínu (Marschall & Proctor 2004). Při mikroklimatickém měření ve venezuelském horském mlžném lese bylo zjištěno, že do zóny vnitřní koruny stromového patra, kde žije největší množství mechorostů, prostoupí pouze 5 % světla a saturační světelný bod u zde žijících mechorostů je $100\text{--}200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (León-Vargas et al. 2006).

Růst mechorostů je limitován na obou koncích škály intenzity světla. Při nízkých hladinách světla dochází ke zvyšování respiračních ztrát, při vysokých naopak hrozí fotoinhibice v důsledku poškození fotosyntetického aparátu (Glime 2017).

5.1.2 Teplota

Rozpětí teplot, ve kterém jsou mechorosty schopné existovat, je, stejně jako rozmanitost jimi osidlovaných ekosystémů, obrovské (Glime 2017). Ale i v rámci konkrétního habitatu teplota mechorostů během dne silně kolísá a je výrazně odlišná od okolní T_{air} , rozdíly jsou běžně větší než 5 °C (Fukuta et al. 2012).

Vliv teploty na mechorosty je komplexní, ovlivňuje fotosyntézu, respiraci i další metabolické procesy (Dilks & Proctor 1975). Jako C3 rostliny jsou mechorosty adaptované na asimilaci při relativně nízkých teplotách (Glime 2017), pro většinu druhů je teplotní optimum kolem 10-20 °C či nižší (Dilks & Proctor 1975, Furness & Grime 1982a). I u tropických druhů rychlost fotosyntézy prudce klesá při teplotách nad 25 °C (Frahm 1990). Vysoká teplota je limitující zejména v nížinných tropických deštných lesích, kde činí respirační ztráty mechorostů během noci až 50 % ze zisku CO_2 fixovaného během dne (Zotz et al. 1997). V hydratovaném stavu tolerance k vysokým teplotám klesá, teplota kolem 40 °C je pro většinu mechorostů letální, v dormantním stavu jsou ovšem mechorosty schopné přežít mnohonásobně vyšší teploty (Glime 2017).

Co se týče nízkých teplot, zdá se, že jim mechorosty dokáží odolávat lépe než cévnaté rostliny (Glime 2017). V hydratovaném stavu většina mechorostů, s výjimkou některých játrovek, dokáže přežít teploty do -5 °C, po desikaci až -30 °C (Dilks & Proctor 1975, Lösch et al. 1983).

5.1.3 Dostupnost vody

Většina studií (viz podkapitola 5.2 níže) potvrzuje, že dostupnost vody je hlavním faktorem řídícím výskyt mechorostů na určité lokalitě, který rozhodujícím způsobem ovlivňuje zisky uhlíku (Proctor 1982). Většina mechorostů externě zadržuje množství kapilární vody, která může být ztracena evaporací aniž by byla narušena vodní rovnováha buněk, čímž se prodlouží doba aktivity metabolismu (Zotz et al. 2000).

Osmotický potenciál při plném turgoru buněk je u mechorostů často mezi -1 až -2 MPa, což odpovídá RH 98,5-99,5 %. Při nižší vlhkosti vzduchu by již buňky ztrácely turgor, a proto je zásoba externí vody důležitá pro udržení efektivní fixace CO_2 . K zastavení fotosyntézy dojde při cca 25% RWC v buňkách mechorostů (León-Vargas et al. 2006).

5.2 Vliv mikroklimatu na distribuci a diverzitu mechorostů

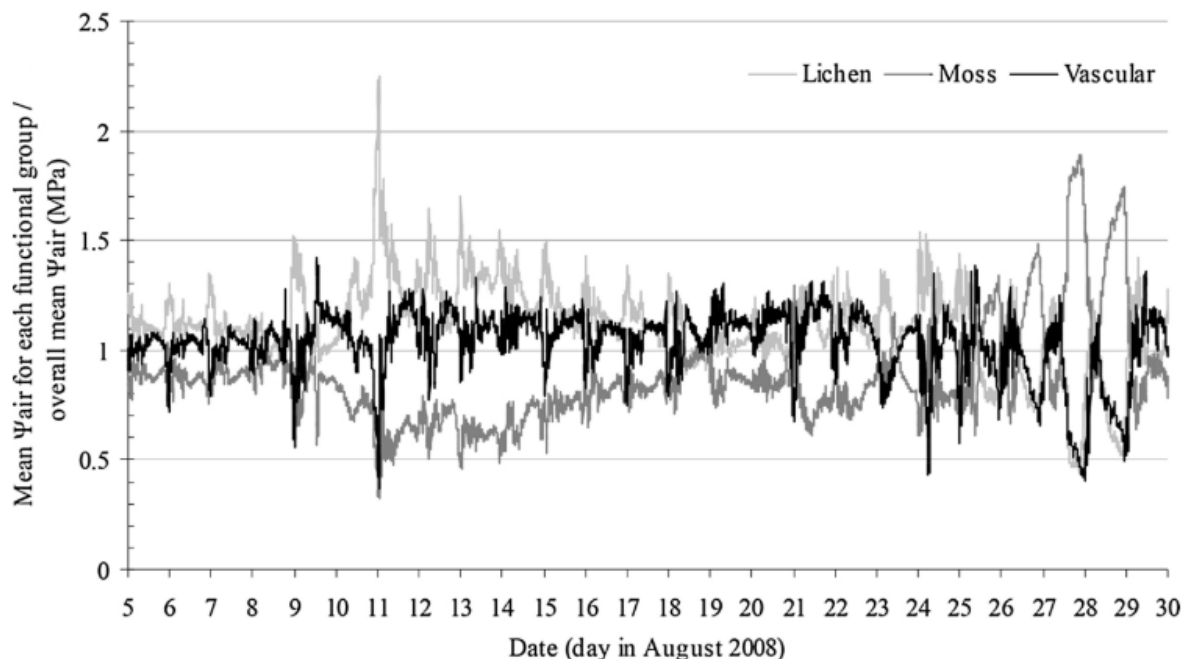
Klimatické podmínky hrají v ustanovení prostorové distribuce mechorostů významnou roli, ostatní faktory (např. půdní) mohou mít jen sekundární vliv, kdy modifikují vzorce vzniklé na podkladě klimatu (Belland 2005). Zejména uvažujeme-li vertikálně členité prostředí, výpovědní hodnota makroklimatických dat se pro charakteristiku životních podmínek mechorostů stává irelevantní, do popředí vystupuje mikroklima jako jeden z důležitých hybatelů ovlivňujících distribuci a diverzitu

mechorostů (Lembrechts 2018). Typickým příkladem takového členitého a ve vztahu k mechorostům často studovaného prostředí je les.

Kanadská studie Fregové a Carletona (1995) z Ontaria dobře ukazuje, že mikroklima v přízemní vrstvě atmosféry boreálního jehličnatého lesa je, co do teplotních, vlhkostních a světelných podmínek, na prostorové i časové škále velmi variabilní. Jen v období od jara do podzimu bylo zachyceno rozpětí teplot od $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $40\text{ }^{\circ}\text{C}$, hodnoty VPD až $7,3\text{ kPa}$ a množství PAR až $3200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Největší kolísání mikroklimatických proměnných je možné sledovat v čase (diurnální a sezónní fluktuace), ale výrazná je také prostorová variabilita, a to i mezi mikrostanovišti vzdálenými od sebe méně než 1 m . Ovšem neprokázalo se, že by k separaci nik studovaných druhů mechorostů (3 druhy mechů, 1 druh játrovky) došlo na základě preference odlišného mikroklimatu. Všechny tyto druhy byly schopné tolerovat celou šíři rozmezí mikroklimatických podmínek a jejich mikrohabitaty se rozpětím mikroklimatických hodnot a délkou trvání extrémů lišily jen částečně. Po 95 % času měření zakoušely všechny 4 druhy stejný rozsah podmínek. Pouze játrovka (konkrétně *Ptilidium ciliare*) vykazovala nižší toleranci k vysokým hodnotám T_{air} a VPD, což je v souladu s jinými studiemi, které taktéž pozorovaly vyšší citlivost játrovek (Botting & Fredeen 2006, Halpern et al. 2014, Henriques et al. 2016, Nelson & Halpern 2005). Skutečnost, že prostorový vzorec distribuce mechorostů neodrážel mikroklimatické podmínky jednotlivých mikrostanovišť, může mít řadu příčin. Například se mohou druhy tolerující stejné podmínky lišit v šíři rozpětí mikroklimatických podmínek, kdy jsou metabolicky aktivní, což se projeví v rychlosti jejich růstu a schopnosti soupeřit o prostor s ostatními druhy (Frego & Carleton 1995). Nebo se mohou lišit v toleranci mikroklimatu během různých fází životního cyklu, kdy současná situace odráží stav, který vznikl na základě dřívějších mikroklimatických podmínek panujících v daném mikrohabitatu v rozhodující fázi uchycení propagule (Grubb 1977, Kimmerer & Young 1996).

Řada pozdějších studií demonstrovala, že prostorový vzorec výskytu mechorostů v přízemní vrstvě vegetace lesa je ovlivněn strukturními vlastnostmi stanoviště a porostu. Tento vliv je ovšem do značné míry nepřímý, zprostředkovaný skrze mikroklima. Rozdíly ve struktuře porostu, topografii a charakteristice půdy na malé prostorové škále vedou k rozrůznění mikroklimatických podmínek, což následně ovlivňuje distribuci přízemní vegetace (Dynesius et al. 2008, Haughian & Burton 2015, Kovács et al. 2017, Sulyma & Coxson 2001).

Porovnáme-li rozdíly mikroklimatických podmínek na stanovištích s dominancí různých funkčních skupin přízemní vegetace (mechorosty, lišejníky, cévnaté rostliny), zjistíme, že výskyt mechorostů je v prostředí boreálního jehličnatého lesa limitován především nedostatkem vlhkosti. Studie z kanadského boreálního lesa ukázala, že průměrné denní minimum Ψ_{air} se liší bez ohledu na počasí mezi všemi funkčními skupinami – je signifikantně nejvyšší u mechorostů. Mechorosty tedy dominují na stanovištích s vyšší vzdušnou vlhkostí, viz Obr. 6 (Haughian & Burton 2018).



Obr. 6: Odchylky od průměru Ψ_{air} (průměr Ψ_{air} funkční skupiny/celkový průměr Ψ_{air}) u tří funkčních typů přizemní vegetace boreálního lesa (lišejníky, mechorosty, cévnaté rostliny). Vyšší hodnoty na ose Y odpovídají nižší dostupnosti vlhkosti. Měřeno 2 cm nad vegetací dataloggerem Hobo během 25 dní v srpnu roku 2008. Lokalita: Omineca Mountains, severní Britská Kolumbie. Podle (Haughian & Burton 2018).

Z hlediska praxe je v této souvislosti velmi důležité studium reakcí mechorostů na změnu mikroklimatu v důsledku odlesnění kvůli těžbě, kdy i zachování menších fragmentů lesa (Fenton & Bergeron 2008, Fenton & Frego 2005, Perhans et al. 2009) či ponechání zbytků dřeva po těžbě (Dynesius et al. 2008, Heilmann-Clausen et al. 2005) může významně přispět k zachování diverzity mechorostů. Lesní stanoviště s absencí vegetačního zápoje jsou teplejší, sušší a s vyšším příkonem PAR než zalesněná stanoviště. Společenstva mechorostů otevřených stanovišť jsou druhově chudší, s vyšším zastoupením pionýrských druhů mechů a s nižším počtem jätrovek a lesních druhů mechů (Fenton & Frego 2005).

Některé studie upozorňují, že epixylické a epifytické druhy, které tvoří významnou složku biodiverzity lesních mechorostů, jsou nevhodným lesním managementem ohroženy ještě více než terestrické druhy (Arseneault et al. 2012, Haughian 2018). Často jsou tyto druhy mechorostů vázané na vyzrálé lesní ekosystémy, kde je dostatek substrátu k osídlení a stabilní mikroklima – kromě vazby na konkrétní druhy stromů a vlivu kvality mrtvého dřeva (struktura, pokryv borky, stupeň rozkladu) jsou obě tyto ekologické skupiny ovlivněny vlhkostními podmínkami stanoviště (Jansová & Soldán 2006).

Zatím ovšem nebyla provedena žádná studie, která by v podmínkách lesů mírného podnebného pásu detailně studovala rozdílnost senzitivity odpovědi různých ekologických skupin mechorostů na proměny mikroklimatu. Byla ale vyvrácena teorie, že vyšší pokryvnost a diverzita mechorostů na mrtvém dřevě je reakcí na stabilnější a vlhčí mikroklima, které údajně povrch mrtvého dřeva poskytuje. Ve skutečnosti

povrch mrtvého dřeva a lesní půdy v jeho bezprostřední blízkosti charakterizují stejné vlhkostní podmínky bez ohledu na míru zapojení vegetace a její strukturní vlastnosti (Haughian & Frego 2017).

Z tropických lesů, kde žije 25-30 % všech druhů mechorostů (Gradstein & Pócs 1989) je k dispozici podstatně větší množství studií, které přinášejí měřená terénní mikroklimatická data. V naprosté většině případů se zabývají vlivem mikroklimatu na výskyt, pokryvnost a diverzitu epifytických mechorostů, které představují v tropech hlavní ekologickou skupinu mechorostů (Gradstein & Pócs 1989). Výskyt terestrických mechorostů je zejména v nížinných deštných lesích a níže položených horských mlžných lesích omezen nízkými hladinami světla a trvalou přítomností mohutné vrstvy rostlinného opadu, která brání jejich uchycení (Mandl et al. 2009, Pócs 1982). Na rozdíl od lesů mírného podnebného pásu tvoří v tropech významnou složku diverzity a biomasy mechorostů jätrovky, což lze přičítat celkově příznivějším vlhkostním poměrům (Frahm & Gradstein 1991, Gradstein & Pócs 1989, Pócs 1982). Dalším typickým rysem tropických oblastí je vzrůstající význam vysokých hodnot T_{air} a PAR jako faktorů limitujících výskyt mechorostů (Karger et al. 2012, León-Vargas et al. 2006).

Sporn et al. (2009) poukazují na souvislost mezi změnou mikroklimatu lesních habitatů lidskou činností a posunem druhového složení společenstev epifytických mechorostů v podrostu. Intenzivní hospodaření má za následek větší výkyvy mikroklimatických podmínek a vede k extrémnějším hodnotám maxim T_{air} , VPD a minim RH. Tyto změny působí „efekt zúženého hrdla láhve“ (bottleneck effect) suchého a teplého mikroklimatu v odpoledních hodinách, což má za následek výrazný posun v druhovém složení společenstev mechorostů, zejména jätrovek. Pouze malé množství druhů se vyskytuje zároveň v přirozených i hospodářských lesních habitatech, přičemž tato podobnost druhové skladby souvisí s maximálními hodnotami T_{air} , VPD a minimy RH.

Mikroklima má vliv také na množství biomasy mechorostů. Gehrig-Downieová et al. (2011) zjistili, že množství biomasy epifytických mechorostů v nížinném mlžném lese je signifikantně větší než v nížinném deštném lese, a to ve všech výškových zónách vegetačních pater. Nížinný mlžný les se vyznačuje vyšší průměrnou denní RH a cca o 1 °C nižší průměrnou hodnotou maxima T_{air} . Rozdíly v RH mezi druhy lesů jsou nejvíce patrné v odpoledních a nočních hodinách, kdy je RH v mlžném lese o 5-10 % vyšší než v deštném lese. Vyšší T_{air} společně s nižší RH vedou k vyššímu VPD v deštném lese bez ohledu na denní dobu či sezónu. Delší doba vysoké vzdušné vlhkosti a pravidelný přísun vody ve formě mlhy pohání růst epifytických mechorostů v mlžném lese skrze zkrácení periody desikace a prodloužení periody aktivní fotosyntézy.

Pozorovat lze nejen horizontální variabilitu mikroklimatu mezi odlišnými habitaty, ale také vertikální rozdíly podél výškového gradientu v rámci vegetačních pater. Ve vrstvě korun stromů je průměrně o 2 °C vyšší T_{air} a cca o 5 % nižší RH než v podrostu. Tento trend se odráží v rozdílech druhového složení jak mezi podrostem a stromovým patrem, tak mezi jednotlivými výškovými zónami stromového patra. Druhová bohatost mechorostů je největší v zóně vnitřní koruny, kde panují ideální podmínky pro růst mechorostů. Nejnížší bohatost druhů lze zaznamenat na bázi kmenů stromů

a v podrostu. V nižších zónách je růst mechorostů omezen nedostatkem světla, ve vyšších vrstvách koruny naopak hrozí nadměrné vystavení vysokým teplotám a intenzitám světla, nízké hodnoty RH a vítr. Charakter společenstev mechorostů žijících v podrostu je složením druhů i růstovými formami podobný zóně kmenů stromového patra. Například stínomilné stromkovité a vějířovité formy mechorostů jsou výrazně početnější v podrostu, protože jsou zde lépe chráněny před nadměrnou iradiací a vysycháním. Druhové složení společenstev mechorostů a jejich růstové formy se prokazatelně mění s výškou v rámci vegetačního patra. Hlavními faktory, které řídí tento posun druhové skladby, jsou pravděpodobně intenzita světla a vzdušná vlhkost (Holz et al. 2002, Sporn et al. 2010).

Vzdušnou vlhkost a teplotu jako faktory řídící pokryvnost epifytických mechorostů podrobně studovali Karger et al. (2012). Vycházeli z terénních mikroklimatických dat získaných na stanovištích lišících se nadmořskou výškou (40-3500 m n. m.). Pokud byly uvažovány lokality s podobnou nadmořskou výškou, RH a VPD vykazovaly silný vztah s pokryvností mechorostů na všech stanovištích, kdy RH korelovala s pokryvností mechorostů pozitivně a VPD negativně. Průměrná roční T_{air} měla na pokryvnost mechorostů signifikantní vliv pouze v nižších nadmořských výškách, maximální T_{air} naopak jen ve vyšších nadmořských výškách. Autoři se na základě těchto výsledků domnívají, že zatímco vzdušná vlhkost ovlivňuje růst mechorostů kdekoliv, v nížinách je navíc limitujícím stresovým faktorem vysoká T_{air} . Vysoké teploty zvyšují riziko desikace a zvětšují respirační ztráty během noci za podmínek současně vysoké vzdušné vlhkosti (Zotz et al. 1997).

Ke shodnému závěru, že většina variability mikroklimatu je nejlépe vysvětlena převýšením, došli i Batke et al. (2015), ovšem nepodařilo se jim detekovat předpokládanou negativní korelaci mezi teplotou a pokryvností mechorostů, což je v rozporu s výsledky studie Toivonenové et al. (2017). Autoři studie ale upozorňují, že slabá korelace mezi mikroklimatem jako takovým a pokryvností může být způsobena nejednotným rozlišením sběru dat – snímkování mechorostů bylo provedeno s jemnějším rozlišením než mikroklimatické měření.

Zvláštní ekologickou skupinou vyskytující se v tropech jsou epifylní mechorosty kolonizující listy živých rostlin. Sonnleitnerová et al. (2009) sledovali, že rozdíly v dostupnosti světla a druhu hostitelské rostliny korelují s pokryvností epifylních mechorostů jen slabě. Teplota na lokalitě, kde prováděli výzkum, byla poměrně uniformní (cca 25 °C), tudíž také nemohla zapříčinit variabilitu distribuce epifylů. Naopak vlhkostní podmínky vykazovaly silnou korelaci s distribucí epifylních mechorostů. Dno rokle, kde byla nejvyšší RH a pouze marginální výkyvy jejích hodnot, představovalo stanoviště s největší hustotou a diverzitou epifylních druhů. Oproti tomu listy ze stanovišť na svahu a zejména z hřebenové partie vykazovaly jen malou pokryvnost epifylů. Na svahu byly sice detekovány nízké denní průměry RH, ale výkyvy hodnot RH nikdy nepřesáhly 20 %. Na hřebeni byly výkyvy hodnot RH větší než 20 % pravidelné, což odpovídá prudkému propadu RH hlavně v odpoledních hodinách (zejména během období sucha), což může způsobit neschopnost propagulí vyklíčit a uchytit se. Nízká RH je pravděpodobně hlavním faktorem limitujícím kolonizaci listů, potažmo větší pokryvnost

a diverzitu. Vlhkost je tedy nejdůležitější faktor řídící distribuci epifylních druhů mechorostů, ačkoliv identita hostitele a charakteristika jeho listů (velikost, textura) také hrají určitou roli.

Jiná studie ovšem považuje za důležitý hybatel i T_{air} , tvrdí, že beta diverzita epifylních společenstev mechorostů na různých hostitelích má tendenci vzrůstat spolu se zvyšujícím se denním rozpětím VPD. Je možné, že větší výkyvy mikroklimatu zvýrazní kvalitativní rozdíly mezi různými druhy hostitelů, což vede k většímu rozrůznění epifylních společenstev (Kraichak 2014).

6. MIKROKLIMA A LIŠEJNÍKY

6.1 Obecná charakteristika lišejníků

Lišejníky jsou ekologická skupina komplexních organismů, jejichž stélka je tvořená více velmi těsně provázanými organismy – heterotrofní houbou (mykobiont) tvořící stélku, ve které se vyskytuje autotrofní řasa či sinice (fotobiont), dále mohou být přítomny heterotrofní bakterie či kvasinky (Cardinale et al. 2006, Nash 1996, Prillinger et al. 1997). Mykobiont získává od fotobionta organické látky a sám zajišťuje přísun anorganických látek a vody. Mykobiont je nejčastěji zástupcem vřeckovýtrusných hub (Ascomycota), velmi vzácně náleží k stopkovýtrusným houbám (Basidiomycota). Fotobionty lišejníků jsou ve většině případů zelené řasy (častý je rod *Trebouxia*), ale asi v 10 % lišejníků je fotobiontem zástupce sinic (Cyanobacteria) (Ahmadjian 1993, Kranner et al. 2008, Rambold et al. 1998).

Lišejníky sdílejí s mechorosty některé společné rysy co se týče rozměrů a charakteru interakcí s okolním prostředím, zejména ektohydrii, poikilohydrii a toleranci desikace (Kranner et al. 2008). Ve srovnání s mechorosty jsou ale lišejníky odolnější k vyšším intenzitám světla a suššímu prostředí (Johansson et al. 2018), preferují světlejší stanoviště (Haughian & Burton 2015, López et al. 2016) a ve vztahu k asimilaci CO_2 mají relativně nízké optimum obsahu vody ve stélce (Lange et al. 2001). K zajištění hydratace stélky pro fotosyntézu je u většiny lišejníků (nikoliv u těch se sinicovým fotobiontem) dostačující příjem vody ve formě páry při vysoké vzdušné vlhkosti (Green et al. 2002, Phinney et al. 2018), i když nejvýznamnější je příjem vody ve formě srážek, případně mlhy či rosy (Del Prado & Sancho 2007, Giordani 2006).

Lišejníky najdeme ve většině terestrických ekosystémů světa, včetně aridních pouštních oblastí a zcela výjimečně i ve sladké tekoucí vodě či mořské přílivové zóně, přičemž osidlují především extrémní stanoviště, čímž se vyhýbají konkurenci kompetičně silnějších rostlin (Nash 1996). V některých polárních a subpolárních oblastech představují dominantní skupinu primárních producentů (Longton 1988).

6.2 Vliv mikroklimatu na distribuci a diverzitu lišejníků

Lišejníky ovlivňuje celá řada environmentálních faktorů (Armstrong 2015), mezi nimiž hraje klima významnou roli (Giordani 2006, Giordani & Incerti 2008). Na menších škálách je to právě poikilohydrie a z ní plynoucí úzký vztah mezi fyziologií lišejníku a změnami okolního prostředí, který zapříčiňuje senzitivitu lišejníků k mikroklimatu (Brunialti et al. 2013, Canters et al. 1991, Kranner et al. 2008, Nash 1996, Normann et al. 2010). Stáří stromů u epifytů, druhové složení porostu či strukturní a chemické vlastnosti podkladu jsou příklady dalších významných faktorů ovlivňujících diverzitu lišejníků (Mežaka et al. 2012, Nascimbene et al. 2009). Reakci lišejníku na mikroklimatické podmínky majoritně podmiňuje fotobiont jakožto složka s rozhodující rolí v získávání organických látek (Marini et al. 2011, Peksa & Škaloud 2011), přičemž vztah mezi lišejníkem a mikroklimatem může být dále modulován produkcí specifických sekundárních metabolitů (Gauslaa et al. 2008).

Terestrické lišejníky v lesích mírného pásu jsou početnější na otevřených stanovištích (Pharo & Vitt 2000, Sulyma & Coxson 2001). Typicky obsazují na živiny chudá stanoviště se slabou vrstvou humusu, nízkým stupněm vegetačního zápoje a vyšší iradiací slunečního světla (Haughian & Burton 2015). Preferují nižší vzdušnou vlhkost a dobře snáší i větší výkyvy vlhkostních podmínek (Pearson 1969). Z terénního mikroklimatického měření je patrné, že lišejníky osidlují stanoviště se signifikantně nižší vlhkostí vzduchu než mechorosty a cévnaté rostliny (Haughian & Burton 2018).

Často uváděnou vlastností epifytických lišejníků je jejich mimořádná citlivost na změny mikroklimatu, ale existuje jen málo studií, které přináší terénní mikroklimatická data a vztahují je přímo k vzorci distribuce a diverzity epifytických lišejníků (Batke et al. 2015, Campbell & Coxson 2001, Coyle 2017, Haughian & Burton 2018, López et al. 2016, Normann et al. 2010). Fragmentace lesa způsobuje změny mikroklimatických podmínek, což může vést ke změnám druhového složení společenstev epifytických lišejníků (Aragón et al. 2015, Brunialti et al. 2013).

Dobrá shoda panuje v názoru, že v mírném podnebném pásu a subtropech jsou nejdůležitějšími mikroklimatickými faktory, které řídí distribuci a diverzitu epifytických lišejníků, světlo a dostupnost vody (Aragón et al. 2015, Brunialti et al. 2013, Campbell & Coxson 2001, Király et al. 2013, Pearson 1969, Renhorn et al. 1997).

V tropech narůstá význam vlhkosti jako faktoru limitujícího výskyt lišejníků. Lišejníky obsazují spíše exponovanější stanoviště v zóně korun stromového patra, kde je více světla, vyšší teplota a nižší vzdušná vlhkost, což snižuje riziko nadměrné saturace stélky vodou (Gehrig-Downie et al. 2011). Navíc je zde nižší konkurence mechorostů, které nejsou tak odolné vůči vysokým teplotám a intenzitám světla a nízké vlhkosti vzduchu (Batke et al. 2015). Obecně je biomasa a druhová bohatost lišejníků vyšší v zóně korun než na kmenech (Normann et al. 2010). Relativní vlhkost negativně koreluje s pokryvností lišejníků, kdežto T_{air} a intenzita světla korelují pozitivně (Batke et al. 2015, López et al. 2016). V habitatech s větší dostupností vody (např. častý výskyt mlh) převažují lišejníky se sinicovým fotobiontem, které pro fotosyntézu vyžadují vyšší saturaci stélky vodou (Normann et al. 2010).

7. ZÁVĚR

Rozšíření druhů a složení společenstev mechorostů je ovlivněno řadou evolučních, demografických, ekologických a environmentálních procesů (Økland et al. 2003, Pharo & Vitt 2000). Výskyt mechorostů jakožto sedentárních organismů je spíše než dostupností zdrojů jako takových definován rozpětím vhodných environmentálních podmínek (Frego & Carleton 1995). Mikroklima je jeden z environmentálních faktorů, který se významně podílí na řízení distribuce mechorostů (Baker et al. 2018, Bátori et al. 2014, Király et al. 2013). Další takové faktory jsou např. pH a typ substrátu (Cole et al. 2008, Mežaka et al. 2012, Mills & Macdonald 2005, Tyler et al. 2018), stupeň vegetačního zápoje (Fenton & Frego 2005, Haughian & Burton 2015, Sporn et al. 2009) či struktura a druhová skladba porostu (Friedel et al. 2006, Király et al. 2013, Ódor et al. 2014). Předpokládá se ale, že velká část těchto faktorů působí na mechorosty zprostředkovaně právě skrze komplexní modulaci mikroklimatu (Aussenac 2000, Kovács et al. 2017, Toivonen et al. 2017).

Uvážíme-li typické vlastnosti mechorostů (drobné rozměry, ektohydrie, poikilohydrie), je zřejmé, že mikroklima bezprostředně ovlivňuje jejich fyziologické funkce a aktivitu metabolismu (Goffinet & Shaw 2009). Proto je v bryologii role mikroklimatu vnímána jako stěžejní, přesto ale existuje pouze 12 recentních studií, které přinášejí dostatečně jemná, souvisle měřená terénní mikroklimatická data a vztahují je přímo k distribuci a diverzitě mechorostů.

Klíčovými mikroklimatickými faktory, které řídí výskyt a diverzitu mechorostů, jsou dostupnost vody a evaporační stres (Batke et al. 2015, Fenton & Frego 2005, Frego & Carleton 1995, Gehrig-Downie et al. 2011, Haughian 2018, Karger et al. 2012, Kraichak 2014, Oishi 2018, Sonnleitner et al. 2009, Sporn et al. 2010, 2009; Toivonen et al. 2017). Teplota vzduchu a intenzita slunečního záření samy o sobě jsou dalšími důležitými mikroklimatickými faktory (Fenton & Frego 2005, Gehrig-Downie et al. 2011).

Pro mírný podnebný pás je charakteristická výrazná denní a sezónní fluktuace mikroklimatu (Frego & Carleton 1995). V současnosti není k dispozici studie, která by v souvislosti s mechorosty zachycovala rozpětí mikroklimatických podmínek během celého roku. Veškeré dosavadní práce z mírného podnebného pásu jsou délkou mikroklimatického měření omezené pouze na období od jara do podzimu (Fenton & Frego 2005, Frego & Carleton 1995, Haughian & Burton 2018) a délka souvislého měření nepřesahuje 10 měsíců, tudíž je nemožné vyloučit např. limitaci výskytu mechorostů nízkými teplotami během zimy. Na druhou stranu je pravdou, že mechorosty obecně snášejí nízké teploty dobře (Dilks & Proctor 1975). Rozhodující pro mechorosty je hlavně jaro a podzim, kdy u nich lze zaznamenat největší přírůstky (Furness & Grime 1982b,a), dá se tedy předpokládat, že i taková data jsou relativně vypovídající. Pro růst a přežití mechorostů lesů mírného pásu je rozhodující délka doby, kdy je jejich stélka hydratovaná (Økland et al. 1999). Mechorosty proto obecně preferují stinnější stanoviště s vyšší vzdušnou vlhkostí (Ódor et al. 2014). Výkyvy podmínek a výskyt nízkých teplot spolu s vysokou iradiací během zimy a brzkého jara (stromy bez listů) jsou v opadavých lesích mírného pásu jednou

z příčin převahy mechorostů rostoucích při zemi – lesní půda je stabilnější, méně exponovaný a stinnější habitat s větší dotací srážek než vyšší zóny vegetačních pater (León-Vargas et al. 2006).

Z hlediska lesnické i ochranné praxe má velký význam studium účinků fragmentace lesního prostředí. Fragmentace lesa je v současnosti významným fenoménem, jeho účinky na biodiverzitu se ale liší v závislosti na typu krajiny i u různých taxonomických skupin organismů (Debinski & Holt 2000). Fragmentace lesa způsobuje změnu mikroklimatických režimů (Davies-Colley et al. 2000), které prokazatelně ovlivňují diverzitu mechorostů (Gignac & Dale 2005), ale velikost účinku je závislá na řadě faktorů, např. na velikosti a tvaru fragmentu lesa (Baldwin & Bradfield 2007, Gignac & Dale 2005), topografii a orientaci vůči světovým stranám (Hylander 2005) či způsobu disperze (Kolb & Diekmann 2005). Malá velikost fragmentů a změna mikroklimatu při okraji má negativní dopad zejména na jätrovky a typicky lesní druhy mechů (Baldwin & Bradfield 2007). Citlivější na změny mikroklimatu jsou také mechorosty rostoucí epifyticky nebo epixylicky (Halpern et al. 2014), kdy kmeny a padlé dřevo kvůli svému konvexnímu tvaru představují exponovanější substrát (Hylander et al. 2005). Reakce na fragmentaci lesního porostu a účinky okrajového efektu mají u mechorostů odlišné trendy než u lišejníků (Gignac & Dale 2005), cévnatých rostlin a hub (Luczaj & Sadowska 1997).

Tropické ekosystémy se naopak vyznačují celoročně relativně stabilní teplotou, čímž vzrůstá význam dostupnosti světla a vody jako hybatelů řídících distribuci mechorostů jak na horizontální škále (Sonnleitner et al. 2009, Sporn et al. 2009), tak v rámci vegetačních pater (Sporn et al. 2010, Toivonen et al. 2017). Na rozdíl od mírného pásu je zejména v nížinných deštných lesích růst mechorostů často limitován teplotami nad 25 °C, kdy při současné vysoké vzdušné vlhkosti dochází k poklesu asimilace CO₂ a nárůstu respiračních ztrát (León-Vargas et al. 2006, Toivonen et al. 2017, Zotz et al. 1997). Z toho důvodu biomasa i biodiverzita mechorostů stoupá s nadmořskou výškou, s největším rozmachem v podhorských a horských mlžných lesích, kde je růst mechorostů podporován nižšími teplotami a výskytem mlh, který ještě více prodlužuje periodu hydratace, kdy může probíhat fotosyntéza (Frahm 1990, Gehrig-Downie et al. 2011, Holz et al. 2002). Na vertikální škále je na mechorosty, co do druhové bohatosti i pokryvnosti, nejbohatší zóna vnitřní koruny stromového patra (Gehrig-Downie et al. 2011, Sporn et al. 2010), což dobře koresponduje s maximem výskytu cévnatých epifytů (Steege & Cornelissen 1989). Zajímavým trendem je, že v podmínkách tropů mohou na nízkou vzdušnou vlhkost reagovat citlivěji cévnaté rostliny než mechorosty, zřejmě proto, že během klíčení jsou náchylnější k vysychání více než mechorosty, které se často rozmnožují klonálním růstem či klíčí ve shlucích a navíc mohou nepříznivé období sucha přečkat v dormantním stádiu (Gehrig-Downie et al. 2011, Toivonen et al. 2017). Terestrické druhy mechorostů jsou v tropech téměř vyloučeny z důvodů limitace nedostatkem světla (a silné vrstvy rostlinného opadu), což je také příčina menší biomasy a diverzity epifytů v podrostu (Gehrig-Downie et al. 2011, Mandl et al. 2009, Pócs 1982, Sporn et al. 2010).

U lišejníků hrají rozhodující roli v řízení rozšíření druhů a složení společenstev jiné mikroklimatické proměnné než v případě mechorostů. Jedním z hlavních faktorů ovlivňujících výskyt

lišejníků napříč všemi typy biomů je množství světla (Ellis et al. 2017, Király et al. 2013). V oblastech se suchým a teplým podnebím vzrůstá význam dostupnosti vody jako jednoho z klíčových faktorů řídících distribuci lišejníků (Giordani 2006, Merinero et al. 2015). Obecně je ale výskyt lišejníků s vysokou vzdušnou vlhkostí korelován negativně (Batke et al. 2015), přílišná saturace stélky lišejníku vodou brání efektivní výměně plynů s okolím, čímž je omezována fotosyntéza (Kershaw 1972). Lišejníky dobře tolerují vyšší teploty a preferují otevřená stanoviště s vysokou intenzitou světla a nižší vzdušnou vlhkostí (Haughian & Burton 2015). V separaci nik podél výškového gradientu v rámci vegetačních pater hraje mikroklima u lišejníků také důležitou roli (Coxson & Coyle 2003). Obsazují spíše vyšší exponovaná patra a vyhýbají se tak konkurenci mechorostů a predacnímu tlaku herbivorních bezobratlých (Asplund et al. 2010, Batke et al. 2015). Na otevřených stanovištích převažují lupenité a keříčkovité formy lišejníků, které díky většímu povrchu stélky dokáží efektivněji získávat vodu (či se zbavovat té nadbytečné) z okolí, vlhčí a stinnější stanoviště jsou lépe tolerována korovitými formami lišejníků (López et al. 2016). Lišejníky se sinicovým fotobiontem vyžadují pro optimální průběh fotosyntézy vyšší saturaci stélky vodou v kapalném skupenství, a proto převažují ve vlhčích habitatech (Normann et al. 2010).

Zdá se, že na rozdíl od mechorostů a cévnatých rostlin vzniká prostorový vzorec distribuce lišejníků z větší části čistě na podkladu environmentálních gradientů, kdy spíše než optimální podmínky vyhledávají lišejníky místa pro ostatní rostliny nepříznivá. Prostorová separace nik lišejníků odráží mikroklimatické podmínky lépe než u mechorostů, ale přímý vliv mikroklimatu na život lišejníků je méně významný než v případě mechorostů. Lišejníky vykazují větší odolnost k podmínkám okolí a dokáží se úspěšně šířit i na velké vzdálenosti, ale neobstojí v kompetici s ostatními rostlinami. Obsazují proto extrémnější habitaty, kde uniknou konkurenci. Naopak mechorosty jsou k mikroklimatu velmi senzitivní, ale jejich distribuce je více ovlivňována náhodnými faktory a schopností disperze. Ve výsledku může prostorový vzorec výskytu mechorostů vykazovat menší vztah k mikroklimatu než v případě lišejníků, které obsadí téměř veškeré dostupné niky nevhodné pro růst mechorostů a cévnatých rostlin (Haughian & Burton 2015, Pharo & Vitt 2000).

Dalším výrazným rozdílem v reakci na mikroklima mezi mechorosty a lišejníky je skutečnost, že lišejníky jsou komplexní organismy tvořené mykobiontem a fotobiontem, kdy fotobiont výrazně ovlivňuje vztah lišejníku k okolí a určuje míru citlivosti k různým mikroklimatickým faktorům (Fernandéz-Mendoza et al. 2011, Marini et al. 2011, Peksa & Škaloud 2011). Například výskyt lišejníků s řasovým fotobiontem rodu *Trentepohlia* pozitivně koreluje s vysokou T_{air} , kdežto na lišejníky se sinicovým fotobiontem nemá T_{air} vliv a klíčové je pro ně množství srážek (Marini et al. 2011). Modulace vztahu lišejníku k okolí fotobiontem umožňuje lišejníkům osídlit široké geografické spektrum oblastí (Fernandéz-Mendoza et al. 2011), zároveň ale znemožňuje generalizovat vliv mikroklimatu na lišejníky, kdy je třeba brát v potaz vždy konkrétní fotobionty (Marini et al. 2011).

Svět, ve kterém žijí mechorosty, má zcela jiné prostorové a časové měřítko, než v jakém jsme zvyklí uvažovat v běžném životě (Glime 2017). Bude-li při studiu mechorostů brána v potaz tato odlišnost škál, umožní to mnohem lepší chápání fungování a role mechorostů v ekosystémech. Domnívám se, že zejména v současnosti, v době intenzivního studia klimatických změn, je popis a pochopení vztahu mezi mikroklimatem a mechorosty důležité z řady důvodů. Porozumění vztahu mezi mikroklimatem a distribucí mechorostů a využívání jemnějších klimatických dat při modelování výskytu druhů (SDM) může vést ke zpřesnění predikcí (Franklin et al. 2013, Pincebourde et al. 2016, Slavich et al. 2014), což umožní nastavit účinnější opatření v oblasti ochrany přírody (Ashcroft & Gollan 2013, De Frenne et al. 2013, Fenton & Frego 2005, Keppel et al. 2012) či šetrnější lesnický management ve vztahu k mechorostům (Dynesius et al. 2008, Halpern et al. 2014, Király et al. 2013, Raabe et al. 2010).

Studie zabývající se vlivem mikroklimatu na distribuci mechorostů jsou zatím spíše sporadické, s absencí evropských lokalit, zaměřené především na tropické oblasti. Často se liší jak přístupem, tak metodikou práce, potýkají se s nedostatkem techniky nebo jsou zatížené nedostatečnou délkou trvání mikroklimatického měření, která nezahrnuje celý průběh roku a neobsáhne tak plnou šíři mikroklimatických podmínek na dané lokalitě. Veškeré experimenty uskutečněné v mírném podnebném pásu jsou z Kanady, z prostředí boreálního lesa a chybí tak studie, která by byla dobře srovnatelná s podmínkami v České republice. Považuji proto za důležité věnovat v dalším bádání pozornost výzkumu v oblasti mírného podnebného pásu, s důrazem na zachycení dlouhodobých (v řádu let) trendů mikroklimatu.

Problematicke vlivu mikroklimatu na rozšíření druhů a složení společenstev mechorostů bych se chtěla dále věnovat v diplomové práci založené na datech z lokality v NP České Švýcarsko (pískovcová rokle se zvýšeným výskytem vzácných druhů mechorostů). V současné době je již na místě nainstalováno 40 dataloggerů typu Hobo, které od října roku 2018 zaznamenávají mikroklimatická data (T_{air} a RH). Hlavním cílem výzkumu je zjistit, zda je prostorová distribuce druhů mechorostů v rámci této rokle řízena mikroklimatem, nebo zda hrají roli primárně jiné faktory. Práce je koncipována tak, aby mikroklimatické měření souvisle a s detailním prostorovým rozlišením obsáhlo celoroční mikroklimatické podmínky a zachytilo variabilitu mikroklimatu v průběhu více let.

8. LITERATURA

- Ahmadjian V. 1993. *The Lichen Symbiosis*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Alpert P. 2000. The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecol.* 151(1):5–17
- Aragón G, Abuja L, Belinchón R, Martínez I. 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *Eur. J. For. Res.* 134(3):443–51
- Armstrong RA. 2015. The Influence of Environmental Factors on the Growth of Lichens in the Field. In *Recent Advances in Lichenology: Modern Methods and Approaches in Biomonitoring and Bioprospection*, eds. DK Upreti, PK Divakar, V Shukla, R Bajpai, pp. 1–18. New Delhi: Springer India
- Arseneault J, Fenton NJ, Bergeron Y. 2012. Effects of variable canopy retention harvest on epixylic bryophytes in boreal black spruce – feathermoss forests. *Can. J. For. Res.* 42(8):1467–76
- Ashcroft MB, Gollan JR. 2012. Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region. *Int. J. Climatol.* 32(14):2134–48
- Ashcroft MB, Gollan JR. 2013. Moisture, thermal inertia, and the spatial distributions of near-surface soil and air temperatures: Understanding factors that promote microrefugia. *Agric. For. Meteorol.* 176:77–89
- Asplund J, Larsson P, Vatne S, Gauslaa Y. 2010. Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies. *J. Ecol.* 98(1):218–25
- Aude E, Lawesson JE. 1998. Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecol.* 134(1):53–65
- Aussenac G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57(3):287–301
- Bader MY, Reich T, Wagner S, González AS, Zotz G. 2013. Differences in desiccation tolerance do not explain altitudinal distribution patterns of tropical bryophytes. *J. Bryol.* 35(1):47–56
- Baker TP, Jordan GJ, Fountain-Jones NM, Balmer J, Dalton PJ, Baker SC. 2018. Distance, environmental and substrate factors impacting recovery of bryophyte communities after harvesting. *Appl. Veg. Sci.* 21(1):64–75
- Baldwin LK, Bradfield GE. 2005. Bryophyte community differences between edge and interior environments in temperate rainforest fragments of coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35(3):580–92
- Baldwin LK, Bradfield GE. 2007. Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: A functional group approach. *Biol. Conserv.* 136(3):408–22
- Barry R, Blanken P. 2016. *Microclimate and Local Climate*. New York: Cambridge University Press
- Batke SP, Murphy BR, Hill N, Kelly DL. 2015. Can air humidity and temperature regimes within cloud forest canopies be predicted from bryophyte and lichen cover? *Ecol. Indic.* 56:1–5
- Bátori Z, Lengyel A, Maróti M, Körmöczy L, Tölgyesi C, et al. 2014. Microclimate-vegetation relationships in natural habitat islands: species preservation and conservation perspectives. *Q. J. Hungarian Meteorol. Serv.* 118(3):257–81
- Belland RJ. 2005. A multivariate study of moss distributions in relation to environment in the Gulf of St. Lawrence region, Canada. *Can. J. Bot.* 83(3):243–63
- Botting RS, Fredeen AL. 2006. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Can. J. Bot.* 84(1):120–32
- Bramer I, Anderson BJ, Bennie J, Bladon AJ, De Frenne P, et al. 2018. Advances in Monitoring and Modelling Climate at Ecologically Relevant Scales. In *Advances in Ecological Research: Next Generation Biomonitoring Part 1*, eds. DA Bohan, AJ Dumbrell, G Woodward, M Jackson, pp. 101–61. San Diego: Elsevier Ltd.
- Brunialti G, Frati L, Loppi S. 2013. Fragmentation of Mediterranean oak forests affects the diversity of epiphytic lichens. *Nov. Hedwigia.* 96(1–2):265–78

- Busby JR, Bliss LC, Hamilton CD. 1978. Microclimate Control of Growth Rates and Habitats of the Boreal Forest Mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecol. Monogr.* 48(2):95–110
- Busby JR, Whitfield DWA. 1978. Water potential, water content, and net assimilation of some boreal forest mosses. *Can. J. Bot.* 56(13):1551–58
- Campbell J, Coxson DS. 2001. Canopy microclimate and arboreal lichen loading in subalpine spruce-fir forest. *Can. J. Bot.* 79(5):537–55
- Canter KJ, Schöller H, Ott S, Jahns HM. 1991. Microclimatic influences on lichen distribution and community development. *Lichenol.* 23(3):237–52
- Cantlon JE. 1953. Vegetation and Microclimates on North and South Slopes of Cushtunk Mountain, New Jersey. *Ecol. Monogr.* 23(3):241–70
- Cardinale M, Puglia AM, Grube M. 2006. Molecular analysis of lichen-associated bacterial communities. *FEMS Microbiol. Ecol.* 57(3):484–95
- Chen J, Franklin JF, Spies TA. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agric. For. Meteorol.* 63(3–4):219–37
- Chiarucci A, D'Auria F, Bonini I. 2007. Is vascular plant species diversity a predictor of bryophyte species diversity in Mediterranean forests? *Biodivers. Conserv.* 16(2):525–45
- Cole HA, Newmaster SG, Bell FW, Pitt D, Stinson A. 2008. Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* 38(7):1867–76
- Coxson DS, Coyle M. 2003. Niche partitioning and photosynthetic response of alectorioid lichens from subalpine spruce-fir forest in north-central British Columbia, Canada: The role of canopy microclimate gradients. *Lichenologist.* 35(2):157–75
- Coyle JR. 2017. Intraspecific variation in epiphyte functional traits reveals limited effects of microclimate on community assembly in temperate deciduous oak canopies. *Oikos.* 126(1):111–20
- Dahlberg CJ, Ehrlén J, Hylander K. 2014. Performance of Forest Bryophytes with Different Geographical Distributions Transplanted across a Topographically Heterogeneous Landscape. *PLoS One.* 9(11):e112943
- Darell P, Cronberg N. 2011. Bryophytes in black alder swamps in south Sweden: Habitat classification, environmental factors and life-strategies. *Lindbergia.* 34:9–29
- Davies-Colley RJ, Payne GW, Van Elswijk M. 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *N. Zealand J. Ecol.* 24(2):111–21
- De Frenne P, Rodríguez-Sánchez F, Coomes DA, Baeten L, Verstraeten G, et al. 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110(46):18561–65
- De Sousa F, Foster PG, Donoghue PCJ, Schneider H, Cox CJ. 2018. Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophyte groups (Bryophyta Schimp.). *New Phytol.* 222(1):1–11
- Debinski DM, Holt RD. 2000. A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conserv. Biol.* 14(2):342–55
- Del Prado R, Sancho LG. 2007. Dew as a key factor for the distribution pattern of the lichen species *Teloschistes lacunosus* in the Tabernas Desert (Spain). *Flora.* 202(5):417–28
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1975. Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: assimilation, respiration and freezing damage. *J. Bryol.* 8(3):317–36
- Dobrowski SZ. 2011. A climatic basis for microrefugia: The influence of terrain on climate. *Glob. Chang. Biol.* 17(2):1022–35
- Dynesius M, Åström M, Nilsson C. 2008. Microclimatic buffering by logging residues and forest edges reduces clear-cutting impacts on forest bryophytes. *Appl. Veg. Sci.* 11(3):345–54
- Ellis CJ, Geddes H, McCheyne N, Stansfield A. 2017. Lichen epiphyte response to non-analogue monthly climates: A critique of bioclimatic models. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 25:45–58
- Farias RS, Silva MPP, Maciel-Silva AS, Pôrto KC. 2017. Influence of environmental factors on the distribution of *Calymperes* and *Syrrhopodon* (Calymperaceae, Bryophyta) in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. *Flora.* 234:158–64
- Fenton NJ, Bergeron Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biol. Conserv.* 141(5):1389–99

- Fenton NJ, Frego KA. 2005. Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biol. Conserv.* 122(3):417–30
- Fernández-Mendoza F, Domaschke S, García MA, Jordan P, Martín MP, Printzen C. 2011. Population structure of mycobionts and photobionts of the widespread lichen *Cetraria aculeata*. *Mol. Ecol.* 20(6):1208–32
- Frahm J-P. 1990. Bryophyte phytomass in tropical ecosystems. *Bot. J. Linn. Soc.* 104(1–3):23–33
- Frahm J-P, Gradstein SR. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *J. Biogeogr.* 18(6):669–78
- Franklin J, Davis FW, Ikegami M, Syphard AD, Flint LE, et al. 2013. Modeling plant species distributions under future climates: how fine scale do climate projections need to be? *Glob. Chang. Biol.* 19(2):473–83
- Frego KA, Carleton TJ. 1995. Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Can. J. Bot.* 73(4):544–51
- Frey SJK, Hadley AS, Johnson SL, Schulze M, Jones JA, Betts MG. 2016. Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Sci. Adv.* 2(4):e1501392
- Friedel A, Oheimb GV, Dengler J, Härdtle W. 2006. Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens - A comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. *Feddes Repert.* 117(1–2):172–85
- Fukuta E, Sasaki A, Nakatsubo T. 2012. Microclimate and production of peat moss *Sphagnum palustre* L. in the warm-temperate zone. *Plant Species Biol.* 27(1):110–18
- Furness SB, Grime JP. 1982a. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: II. A Comparative Study of Species of Contrasted Ecology. *J. Ecol.* 70(2):525–36
- Furness SB, Grime JP. 1982b. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: I. An Investigation of *Brachythecium rutabulum*. *J. Ecol.* 70(2):513–23
- Gauslaa Y, Lie M, Ohlson M. 2008. Epiphytic lichen biomass in a boreal Norway spruce forest. *Lichenol.* 40(3):257–66
- Gehrig-Downie C, Obregón A, Bendix J, Gradstein SR. 2011. Epiphyte biomass and canopy microclimate in the tropical lowland cloud forest of French Guiana. *Biotropica.* 43(5):591–96
- Geiger R. 1957. *The Climate Near the Ground*. Cambridge: Harvard University Press
- Gignac LD. 2001. Bryophytes as Indicators of Climate Change. *Bryologist.* 104(3):410–20
- Gignac LD, Dale MRT. 2005. Effects of Fragment Size and Habitat Heterogeneity on Cryptogam Diversity in the Low-boreal Forest of Western Canada. *Bryologist.* 108(1):50–66
- Giordani P. 2006. Variables influencing the distribution of epiphytic lichens in heterogeneous areas: A case study for Liguria, NW Italy. *J. Veg. Sci.* 17(2):195–206
- Giordani P, Incerti G. 2008. The influence of climate on the distribution of lichens: a case study in a borderline area (Liguria, NW Italy). *Plant Ecol.* 195(2):257–72
- Glime JM. 2017. *Physiological Ecology*. Bryophyte Ecology. <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Goddard MA, Dougill AJ, Benton TG. 2009. Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends Ecol. Evol.* 25(2):90–98
- Goffinet B, Shaw JA, eds. 2009. *Bryophyte Biology*. New York: Cambridge University Press
- Gradstein SR, Pócs T. 1989. Bryophytes. In *Tropical Rain Forest Ecosystems: Biogeographical and Ecological Studies*, eds. H Lieth, MJA Werger, pp. 331–325. Amsterdam: Elsevier
- Green TGA, Schlensog M, Sancho LG, Winkler BJ, Broom FD, Schroeter B. 2002. The photobiont determines the pattern of photosynthetic activity within a single lichen thallus containing cyanobacterial and green algal sectors (photosymbiodeme). *Oecologia.* 130(2):191–98
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52(1):107–45
- Halpern CB, Dovčiak M, Urgenson LS, Evans SA. 2014. Substrates mediate responses of forest bryophytes to a gradient in overstory retention. *Can. J. For. Res.* 44(8):855–66
- Hardwick SR, Toumi R, Pfeifer M, Turner EC, Nilus R, Ewers RM. 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agric. For. Meteorol.* 201:187–95

- Haughian SR. 2018. Short-term effects of alternative thinning treatments on the richness, abundance and composition of epixylic bryophytes, lichens, and vascular plants in conifer plantations at microhabitat and stand scales. *For. Ecol. Manage.* 415–416:106–17
- Haughian SR, Burton PJ. 2015. Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development. *Botany*. 93(4):221–31
- Haughian SR, Burton PJ. 2018. Microclimate differences above ground-layer vegetation in lichen-dominated pine forests of north-central British Columbia. *Agric. For. Meteorol.* 249:100–106
- Haughian SR, Frego KA. 2017. Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis. *For. Ecol. Manage.* 389:341–51
- Heilmann-Clausen J, Aude E, Christensen M. 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood - Does tree species diversity matter? *Biodivers. Conserv.* 14(9):2061–78
- Henriques DSG, Borges PAV, Ah-Peng C, Gabriel R. 2016. Mosses and liverworts show contrasting elevational distribution patterns in an oceanic island (Terceira, Azores): the influence of climate and space. *J. Bryol.* 38(3):183–94
- Herben T. 1987. Bryophytes in grassland vegetation sample plots: What is their correlation with vascular plants? *Folia Geobot.* 22(1):35–41
- Hokkanen PJ. 2006. Environmental patterns and gradients in the vascular plants and bryophytes of eastern Fennoscandian herb-rich forests. *For. Ecol. Manage.* 229(1–3):73–87
- Holst T, Rost J, Mayer H. 2005. Net radiation balance for two forested slopes on opposite sides of a valley. *Int. J. Biometeorol.* 49(5):275–84
- Holz I, Gradstein SR, Heinrichs J, Kappelle M. 2002. Bryophyte Diversity, Microhabitat Differentiation, and Distribution of Life Forms in Costa Rican Upper Montane *Quercus* Forest. *Bryologist*. 105(3):334–48
- Hylander K. 2005. Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *J. Appl. Ecol.* 42(3):518–25
- Hylander K, Dynesius M, Jonsson BG, Nilsson C. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecol. Appl.* 15(2):674–88
- Jansová I, Soldán Z. 2006. The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. *Preslia*. 78(1):67–86
- Johansson V, Lönnell N, Rannik Ü, Sundberg S, Hylander K. 2016. Air humidity thresholds trigger active moss spore release to extend dispersal in space and time. *Funct. Ecol.* 30(7):1196–1204
- Johansson V, Wikström C-J, Hylander K. 2018. Time-lagged lichen extinction in retained buffer strips 16.5 years after clear-cutting. *Biol. Conserv.* 225:53–65
- Jones HG. 2014. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. New York: Cambridge University Press
- Karger DN, Kluge J, Abrahamczyk S, Salazar L, Homeier J, et al. 2012. Bryophyte cover on trees as proxy for air humidity in the tropics. *Ecol. Indic.* 20:277–81
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, et al. 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21(4):393–404
- Kershaw KA. 1972. The relationship between moisture content and net assimilation rate of lichen thalli and its ecological significance. *Can. J. Bot.* 50(3):543–55
- Kimmerer RW, Young CC. 1996. Effect of Gap Size and Regeneration Niche on Species Coexistence in Bryophyte Communities. *Bull. Torrey Bot. Club.* 123(1):16–24
- Király I, Nascimbene J, Tinya F, Ódor P. 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodivers. Conserv.* 22(1):209–23
- Kolari P, Pumpanen J, Kulmala L, Ilvesniemi H, Nikinmaa E, et al. 2006. Forest floor vegetation plays an important role in photosynthetic production of boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 221(1–3):241–48
- Kolb A, Diekmann M. 2005. Effects of Life-History Traits on Responses of Plant Species to Forest Fragmentation. *Conserv. Biol.* 19(3):929–38

- Kovács B, Tinya F, Ódor P. 2017. Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agric. For. Meteorol.* 234–235:11–21
- Kraichak E. 2014. Microclimate fluctuation correlated with beta diversity of epiphyllous bryophyte communities. *Biotropica*. 46(5):575–82
- Kranner I, Beckett R, Hochman A, Nash TH. 2008. Desiccation-tolerance in lichens: a review. *Bryologist*. 111(4):576–93
- Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014. Bryophyte photosynthesis in sunflecks: greater relative induction rate than in tracheophytes. *J. Bryol.* 36(2):110–17
- Lange OL, Green TGA, Heber U. 2001. Hydration-dependent photosynthetic production of lichens: what do laboratory studies tell us about field performance? *J. Exp. Bot.* 52(363):2033–42
- Lembrechts J. 2018. *Plants on the move: The effect of microclimate and anthropogenic disturbances*. Doctoral dissertation thesis. Universiteit Antwerpen
- Lembrechts J, Nijs I, Lenoir J. 2018. Incorporating microclimate into species distribution models. *Ecography*.
- León-Vargas Y, Engwald S, Proctor MCF. 2006. Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *J. Biogeogr.* 33(5):901–13
- Longton RE. 1979. Studies of growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. *Bryologist*. 82(3):325–67
- Longton RE. 1988. *Biology of Polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge: Cambridge University Press
- Lookingbill TR, Urban DL. 2003. Spatial estimation of air temperature differences for landscape-scale studies in montane environments. *Agric. For. Meteorol.* 114:141–51
- López LGC, Medina EAS, Peña AM. 2016. Effects of Microclimate on Species Diversity and Functional Traits of Corticolous Lichens in the Popayan Botanical Garden (Cauca, Colombia). *Cryptogam. Mycol.* 37(2):205–15
- Lösch R, Kappen L, Wolf A. 1983. Productivity and temperature biology of two snowbed bryophytes. *Polar Biol.* 1(4):243–48
- Luczaj L, Sadowska B. 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Geobot. a Phytotaxon.* 32(4):343–53
- Mägdefrau K. 1982. Life-forms of Bryophytes. In *Bryophyte Ecology*, ed. AJE Smith, pp. 45–58. Dordrecht: Springer Netherlands
- Mandl NA, Kessler M, Gradstein SR. 2009. Effects of environmental heterogeneity on species diversity and composition of terrestrial bryophyte assemblages in tropical montane forests of Southern Ecuador. *Plant Ecol. Divers.* 2(3):313–21
- Marini L, Nascimbene J, Nimis PL. 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Sci. Total Environ.* 409(20):4381–86
- Marschall M, Proctor MCF. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Ann. Bot.* 94(4):593–603
- Medina NG, Draper I, Lara F. 2011. Biogeography of mosses and allies. Does size matter? In *Biogeography of Microscopic Organisms: Is Everything Small Everywhere?*, ed. D Fontaneto, pp. 209–33. Cambridge: Cambridge University Press
- Merinero S, Martínez I, Rubio-Salcedo M, Gauslaa Y. 2015. Epiphytic lichen growth in Mediterranean forests: Effects of proximity to the ground and reproductive stage. *Basic Appl. Ecol.* 16(3):220–30
- Mežaka A, Brūmelis G, Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodivers. Conserv.* 21(12):3221–41
- Michel P, Lee WG, During HJ, Cornelissen JHC. 2012. Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *J. Ecol.* 100(1):222–31
- Mills SE, Macdonald SE. 2004. Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *J. Veg. Sci.* 15(2):189–98
- Mills SE, Macdonald SE. 2005. Factors Influencing Bryophyte Assemblage at Different Scales in the Western Canadian Boreal Forest. *Bryologist*. 108(1):86–100

- Mishler BD, Oliver MJ. 1991. Gametophytic Phenology of *Tortula ruralis*, a Desiccation-Tolerant Moss, in the Organ Mountains of Southern New Mexico. *Bryologist*. 94(2):143–53
- Mishler BD, Shaw JA, Goffinet B. 2001. The Biology of Bryophytes: Bryophytes Aren't Just Small Tracheophytes. *Am. J. Bot.* 88(11):2129–31
- Nascimbene J, Marini L, Motta R, Nimis PL. 2009. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodivers. Conserv.* 18(6):1509–22
- Nash TH. 1996. *Lichen Biology*. Cambridge: Cambridge University Press
- Nelson CR, Halpern CB. 2005. Short-term effects of timber harvest and forest edges on ground-layer mosses and liverworts. *Can. J. Bot.* 83(6):610–20
- Normann F, Weigelt P, Gehrig-Downie C, Gradstein SR, Sipman HJM, et al. 2010. Diversity and vertical distribution of epiphytic macrolichens in lowland rain forest and lowland cloud forest of French Guiana. *Ecol. Indic.* 10(6):1111–18
- Ódor P, Király I, Tinya F, Bortignon F, Nascimbene J. 2014. Reprint of: Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 321:42–51
- Oishi Y. 2012. Landscape and urban planning influence of urban green spaces on the conservation of bryophyte diversity: the special role of Japanese gardens. *Landsc. Urban Plan.* 106(1):6–11
- Oishi Y. 2018. The influence of microclimate on bryophyte diversity in an urban Japanese garden landscape. *Landsc. Ecol. Eng.* 15(2):167–76
- Økland RH, Rydgren K, Økland T. 2003. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology*. 84(7):1909–19
- Økland RH, Rydgren K, Økland T. 1999. Single-Tree Influence on Understorey Vegetation in a Norwegian Boreal Spruce Forest. *Oikos*. 87(3):488
- Oliver MJ. 1991. Influence of Protoplasmic Water Loss on the Control of Protein Synthesis in the Desiccation-Tolerant Moss *Tortula ruralis*: Ramifications for a Repair-Based Mechanism of Desiccation Tolerance. *Plant Physiol.* 97(4):1501–11
- Oliver MJ, Velten J, Mishler BD. 2005. Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? *Integr. Comp. Biol.* 45(5):788–99
- Opedal ØH, Armbruster WS, Graae BJ. 2015. Linking small-scale topography with microclimate, plant species diversity and intra-specific trait variation in an alpine landscape. *Plant Ecol. Divers.* 8(3):305–15
- Pearson LC. 1969. Influence of Temperature and Humidity on Distribution of Lichens in a Minnesota Bog. *Ecology*. 50(4):740–46
- Peksa O, Škaloud P. 2011. Do photobionts influence the ecology of lichens? A case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxioophyceae). *Mol. Ecol.* 20(18):3936–48
- Perhans K, Appelgren L, Jonsson F, Nordin U, Söderström B, Gustafsson L. 2009. Retention patches as potential refugia for bryophytes and lichens in managed forest landscapes. *Biol. Conserv.* 142(5):1125–33
- Pharo EJ, Kirkpatrick JB, Gilfedder L, Mendel L, Turner PAM. 2005. Predicting bryophyte diversity in grassland and eucalypt-dominated remnants in subhumid Tasmania. *J. Biogeogr.* 32(11):2015–24
- Pharo EJ, Vitt DH. 2000. Local Variation in Bryophyte and Macro-Lichen Cover and Diversity in Montane Forests of Western Canada. *Bryologist*. 103(3):455–66
- Phinney NH, Solhaug KA, Gauslaa Y. 2018. Rapid resurrection of chlorolichens in humid air: specific thallus mass drives rehydration and reactivation kinetics. *Environ. Exp. Bot.* 148:184–91
- Pincebourde S, Murdock CC, Vickers M, Sears MW. 2016. Fine-Scale Microclimatic Variation Can Shape the Responses of Organisms to Global Change in Both Natural and Urban Environments. *Integr. Comp. Biol.* 56(1):45–61
- Platt KA, Oliver MJ, Thomson WW. 1994. Membranes and organelles of dehydrated *Selaginella* and *Tortula* retain their normal configuration and structural integrity - Freeze fracture evidence. *Protoplasma*. 178(1–2):57–65
- Pócs T. 1982. Tropical Forest Bryophytes. In *Bryophyte Ecology*, ed. AJE Smith, pp. 59–104. Dordrecht: Springer Netherlands

- Potter KA, Woods HA, Pincebourde S. 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Glob. Chang. Biol.* 19(10):2932–39
- Prillinger H, Kraepelin G, Lopandic K, Schweigkofler W, Molnár O, et al. 1997. New species of *Fellomyces* isolated from epiphytic lichen species. *Syst. Appl. Microbiol.* 20(4):572–84
- Proctor MCF. 1982. Physiological Ecology: Water Relations, Light and Temperature Responses, Carbon Balance. In *Bryophyte Ecology*, ed. AJE Smith, pp. 333–81. Dordrecht: Springer Netherlands
- Proctor MCF. 2000. The bryophyte paradox: tolerance of dessication, evasion of drought. *Plant Ecol.* 151(1):41–49
- Proctor MCF. 2001. Patterns of desiccation tolerance and recovery in bryophytes. *Plant Growth Regul.* 35(2):147–56
- Puttick MN, Morris JL, Williams TA, Schneider H, Pisani D, Donoghue PCJ. 2018. The Interrelationships of Land Plants and the Nature of the Ancestral Embryophyte. *Curr. Biol.* 28(5):733–45
- Qui Y-L, Li L, Wang B, Chen Z, Knoop V, et al. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103(42):15511–16
- Raabe S, Müller J, Manthey M, Dürhammer O, Teuber U, et al. 2010. Drivers of bryophyte diversity allow implications for forest management with a focus on climate change. *For. Ecol. Manage.* 260(11):1956–64
- Rambold G, Friedl T, Beck A. 1998. Photobionts in Lichens: Possible Indicators of Phylogenetic Relationships? *Bryologist.* 101(3):392–97
- Renaud V, Innes JL, Dobberty M, Rebetez M. 2011. Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theor. Appl. Climatol.* 105(1):119–27
- Renhorn KE, Esseen PA, Palmqvist K, Sundberg B. 1997. Growth and vitality of epiphytic lichens: I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. *Oecologia.* 109(1):1–9
- Renzaglia KS, Ligrone R, Shaw JA, Mishler BD, Schuette S, et al. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *Bryologist.* 110(2):179–213
- Rice SK, Collins D, Anderson AM. 2001. Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. *Am. J. Bot.* 88(9):1568–76
- Rosenberg NJ, Blad BL, Verma SB. 1974. *Microclimate: The Biological Environment*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Rotach MW, Calanca P. 2002. Microclimate. In *Encyclopedia of Atmospheric Sciences*, eds. JC Holton, JA Pyle, JA Curry, pp. 1301–7. Cambridge: Academic Press.
- Schmalholz M, Hylander K. 2011. Microtopography creates small-scale refugia for boreal forest floor bryophytes during clear-cut logging. *Ecography.* 34(4):637–48
- Schonbeck MW, Bewley JD. 1981. Responses of the moss *Tortula ruralis* to desiccation treatments. I. Effects of minimum water content and rates of dehydration and rehydration. *Can. J. Bot.* 59(12):2698–2706
- Shaw JA, Renzaglia KS. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *Am. J. Bot.* 91(10):1557–81
- Shaw JA, Szövényi P, Shaw B. 2011. Bryophyte diversity and evolution: Window into the early evolution of land plant. *Am. J. Bot.* 98(3):352–69
- Sillett SC, Antoine ME. 2004. Lichens and Bryophytes in Forest Canopies. In *Forest Canopies*, eds. MD Lowman, HB Rinker, pp. 151–74. San Diego: Academic Press
- Slavich E, Warton DI, Ashcroft MB, Gollan JR, Ramp D. 2014. Topoclimate versus macroclimate: how does climate mapping methodology affect species distribution models and climate change projections? *Divers. Distrib.* 20(8):952–63
- Sonnleitner M, Dullinger S, Wanek W, Zechmeister H. 2009. Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 25(3):321–30
- Sporn GS, Bos MM, Hoffstätter-Müncheberg M, Kessler M, Gradstein SR. 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Funct. Plant Biol.* 36(2):171–79

- Sporn GS, Bos MM, Kessler M, Gradstein SR. 2010. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodivers Conserv.* 19(3):745–60
- Steege H, Cornelissen JHC. 1989. Distribution and Ecology of Vascular Epiphytes in Lowland Rain Forest of Guyana. *Biotropica*. 21(4):331
- Stewart KJ, Mallik AU. 2006. Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers. *Ecol. Appl.* 16(4):1474–86
- Suggitt AJ, Gillingham PK, Hill JK, Huntley B, Kunin WE, et al. 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos*. 120(1):1–8
- Sulyma R, Coxson DS. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feathermoss mats in late seral pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *Bryologist*. 104(4):505–16
- Toivonen JM, Suominen L, Gonzales-Inca CA, Trujillo PG, Jones MM. 2017. Environmental drivers of vascular and non-vascular epiphyte abundance in tropical pre-montane cloud forests in Northern Peru. *J. Veg. Sci.* 28(6):1198–1208
- Tyler T, Bengtsson F, Dahlberg CJ, Lönnell N, Hallingbäck T, Reitalu T. 2018. Determinants of bryophyte species composition and diversity on the Great Alvar of Öland, Sweden. *J. Bryol.* 40(1):12–30
- Vanderpoorten A, Goffinet B, eds. 2009. *Introduction to Bryophytes*. New York: Cambridge University Press
- Von Arx G, Dobbertin M, Rebetez M. 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agric. For. Meteorol.* 166–167:144–55
- Weng SH, Kuo SR, Guan BT, Chang TY, Hsu HW, Shen CW. 2007. Microclimatic responses to different thinning intensities in a Japanese cedar plantation of northern Taiwan. *For. Ecol. Manage.* 241(1–3):91–100
- Wickett NJ, Mirarab S, Nguyen N, Warnow T, Carpenter E, et al. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111(45):4859–68
- Wild J, Kopecký M, Macek M, Šanda M, Jankovec J, Haase T. 2019. Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agric. For. Meteorol.* 268:40–47
- Wild J, Macek M, Kopecký M, Zmeškalová J, Hadincová V, Trachtová P. 2013. Temporal and spatial variability of microclimate in sandstone landscape: detailed field measurement. *Sandstone Landscapes, Divers. Ecol. Conserv. Proc. 3rd Int. Conf. Sandstone Landscapes*, pp. 220–24
- Zellweger F, Braunisch V, Morsdorf F, Baltensweiler A, Abegg M, et al. 2015. Disentangling the effects of climate, topography, soil and vegetation on stand-scale species richness in temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 349:36–44
- Zotz G, Büdel B, Meyer A, Zellner H, Lange OL. 1997. Water relations and CO₂ exchange of tropical bryophytes in a lower montane rain forest in Panama. *Bot. Acta*. 110(1):9–17
- Zotz G, Schweikert A, Jetz W, Westerman H. 2000. Water relations and carbon gain are closely related to cushion size in the moss *Grimmia pulvinata*. *New Phytol.* 148(1):59–67